BIOLOGIA DEL PINSAPO (ABIES PINSAPO BOISS.).

Trabajo presentado por la Licenciada Montserrat Arista Palmero para optar al título de Doctora en Biología.

Sevilla 31 de Marzo de 1993

Fdo.: Montserrat Arista Palmero

DIRECTOR: Salvador Talavera Lozano

CODIRECTOR: Francisco Javier Herrera Maliani

BIOLOGIA DEL PINSAPO (ABIES PINSAPO BOISS.).

SWEE	TOAD DE SEVILLA TERRESE
Duada 10	noro 419 del libro
desper Mile, L	1949. 195 3
Ermon	ua xaffile

Montserrat Arista Palmero



7 D

UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACULTAD DE BIOLOGIA BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para
que mi Tesis Doctoral Biologia DEC PINSAPO
(ABIES PINSAPO BOISS)
·
sea consultada, según la modalidad/es indicadas:
V. Consulta en denásita
Consulta en depósito. Préstamo interbibliotecario.
Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.
- Chos leminos
CNISERDAT AKISTA MIMERO
ICUSTO FRENCIS IN A CO.
1450
- Just
Firmado:
u .
Sevilla, a 20 de Octube de 199 2007

A. MAIT

A mi padre

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha podido llevarse a cabo gracias a una beca de F.P.I. que me concedió la Junta de Andalucía en colaboración con el Monte de Piedad y Caja de Ahorros San Fernando de Sevilla.

El Prof. Benito Valdés, Director del Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Universidad de Sevilla aprobó la realización del mismo.

Agradezco al Prof. Salvador Talavera y al Prof Javier Herrera la dirección de este trabajo, el apoyo constante y sus valiosas sugerencias, así como su estrecha colaboración durante todas las fases de la tesis.

Al Director del Parque Natural "Sierra de Grazalema", D. Juan Carlos Neva, por permitirme el acceso a la zona de Reserva y a Federico Fernandez por haberme facilitado el trabajo allí. Los guardas de la Reserva, Pepe Melchor y Gregorio Pacheco nos han sacado de más de un apuro cuando el coche nos ha dejado "tirados", fuera incluso de sus horas de trabajo.

El Prof. Peter Gibbs me inició en las técnicas histológicas y durante mi estancia de trabajo en Escocia tanto él como Anne, Paulo, Marta y Darién me prestaron su ayuda y amistad.

Mis compañeros del Departamento de Bioquímica, Belén, M^a. Cruz y Jesús, hicieron los medios de cultivo y siempre estuvieron dispuestos a ayudarme. Remedios del Departamento de Citología me aportó algunas sugerencias en las técnicas histológicas.

Juan Pavón y Luis Gonzalez me ofrecieron una ayuda inestimable en el trabajo de campo. Juan Pavón, además, facilitó el acceso a la copa de algunos árboles por lo que le estoy muy agradecida.

Jose Luis Yela colaboró en la determinación de los insectos. Antonio Luna, "El Yoni", recolectó buena parte de las piñas empleadas en este trabajo.

Agradezco a Franja su laborioso y paciente trabajo en la edición de esta memoria. Y a Fernando Sancho por su ayuda con las fotografías aéreas.

A Inmaculada Fernandez y Pepa Díez por su interés y apoyo durante el desarrollo de la tesis, así como al Dr. Julio Pastor por su ayuda en las cuestiones fotográficas. En general todos mis compañeros y amigos del Departamento (Pablo García, Fernando, Juani, Juan Carlos, Carlos, Javier...) me han animado y apoyado en más de una ocasión.

Fuera del trabajo muchos amigos han contribuído de alguna que otra forma a esta memoria, bien aconpañándome al campo, ayudándome con los dibujos o con diversos aspectos burocráticos, especialmente Pablo, Raúl, Macarena, Corchero, Luis, Miguelito, Marisa, Jose Manuel y Ramón.

Mi familia en general y sobre todo mis padres y mi hermano han soportado los malos humores que en algunas ocasiones me ha proporcionado el trabajo, ayudándome y animándome en todo momento.

Agradezco a mis amigos Rocío, Pedro y Chelo que con su enorme paciencia, me han ayudado y soportado contínuamente, me han aportado numerosas ideas y me han ofrecido lo más valioso, su amistad, sin la cual este trabajo no hubiese sido tan agradable.

Y agradezco sobre todo a Dani el haber estado ahí.

Son muchas las personas que me han ayudado y seguramente en estos momentos me olvidé de alguna, a todas ellas muchas gracias.

<u>INDICE</u>

1. <u>INTRODUCCION</u>	. 1
2. AREA DE ESTUDIO	9
2.1. SITUACIÓN. CARACTERÍSTICAS GEOLÓGICAS	. 10
2.1.1. El Parque Natural de la sierra de Grazalema	. 10
2.1.2. El Parque Natural de la Sierra de las Nieves	. 14
2.1.3. El Paraje Natural de Sierra Bermeja	. 16
2.2. CLIMA	. 18
3. <u>VEGETACIÓN</u>	. 23
3.1. VEGETACIÓN	. 24
3.1.1. Grazalema	. 24
3.1.2. Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja	. 33
3.2. FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN EN EL PINSAPAR DE LA SIERRA DE GRAZALEMA	. 37
4. <u>DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE</u>	. 41
4.1. DESCRIPCIÓN	. 42
4.1.1. Caracterización cariotípica	. 43
5. ONTOGENIA FLORAL	. 48
5.1. MATERIAL Y MÉTODOS	. 49
5.1.1. Técnica de inclusión en parafina y realización de cortes histológicos	. 50
5.2. RESULTADOS	. 54
5.2.1. Desarrollo de los conos masculinos	. 55
5.2.2. Desarrollo de los conos femeninos	. 62
5.2.3. Fecundación	. 72
5.2.4. Pérdidas de conos durante su desarrollo	. 78
5.3. DISCUSIÓN	. 82
6. <u>DESCRIPCIÓN DE LAS INFLORESCENCIAS</u>	. 91
6.1. MATERIAL Y MÉTODOS	. 92
6.2. RESULTADOS	. 94
6.2.1. Distribución de las inflorescencias	. 94
6.1.2. Descripción	. 94
6.3. DISCUSIÓN	. 102
7. <u>FLORACIÓN</u>	. 106
7.1. MATERIAL Y MÉTODOS	. 107
7.2. RESULTADOS	. 110
7.2.1 Sierre de Createlerre	110

7.2.1.1. Floración en 1991	110
-Variaciones dentro del pinsapar	115
7.2.1.2. Floración en 1992	121
-Variaciones dentro del pinsapar	122
7.2.1.3. Comparación entre años	126
7.2.2. Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja. Comparación entre las sierras	tres 132
7.2.2.1. Floración en 1991	132
7.2.2.2. Floración en 1992	140
7.2.2.3. Comparación entre años	141
7.2.3. Floración y tamaño de los árboles	142
7.3. DISCUSIÓN	146
7.3.1. Sexualidad	146
7.3.2. Variaciones dentro del pinsapar	149
7.3.3. Comparaciones de la floración entre sierras	152
7.3.4. Floración y tamaño de los árboles	152
8. <u>POLINIZACIÓN</u>	154
8.1. MATERIAL Y MÉTODOS	
8.1.1. Liberación del polen	155
8.1.2. Evaluación de la cantidad de polen en la atmósfera	155
8.1.3. Viabilidad polínica	159
8.2. RESULTADOS	161
8.2.1. Liberación del polen	161
8.2.2. Evaluación de la cantidad de polen en la atmósfera	161
8.2.3. Viabilidad polínica	165
8.3. DISCUSIÓN	167
9. FRUCTIFICACIÓN	170
9.1. MATERIAL Y MÉTODOS	
9.2. RESULTADOS	175
9.2.1. Descripción de las piñas y piñones	175
9.2.2. Variaciones entre años en la producción de piñas	
9.2.3. Variaciones entre sierras	
9,2,4. Las cosechas de piñas en función de la densidad de la poblaci	
9.2.5. Efecto de la densidad de la población sobre la proporción de	
viables por piña	190
9.3. DISCUSIÓN	195

10. GERMINACION
10.1. MATERIAL Y MÉTODOS
10.2. RESULTADOS
10.2.1. Efecto del daño mecánico a la testa y el tipo de sustrato sobre la tasa de germinación
10.2.2. Variaciones del porcentaje de germinación entre árboles
10.2.3. Efecto del lugar de siembra sobre la tasa de germinación
10.3. DISCUSIÓN
11. <u>PLÁNTULAS</u>
11.1. MATERIAL Y MÉTODOS
11.2. RESULTADOS
11,2,1, Vigor de las plántulas
11.2.2. Supervivencia
11.3. DISCUSIÓN
12. ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE POBLACIONES232
12.1. MATERIAL Y MÉTODOS
12.1.1. Densidad del pinsapar y frecuencia de los distintos tamaños
12.1.2. Estimaciones de la edad
12.2. RESULTADOS
12.2.1. Densidad del pinsapar y frecuencia de los distintos tamaños
12.2.2. Estimaciones de la edad
12.3. DISCUSIÓN
13. <u>DISCUSIÓN GENERAL</u> 255
13.1. ASPECTOS REPRODUCTIVOS QUE CONDICIONAN LA EXPANSIÓN DE LA ESPECIE 256
13.2, SIMILITUDES INTERESPECÍFICAS
13.3. MANEJO Y CONSERVACIÓN DE LOS PINSAPARES
CONCLUSIONES 264
BIBLIOGRAFIA

1. INTRODUCCIÓN

La biología de la reproducción de especies arbóreas se comenzó a estudiar ante la necesidad de comprender los fenómenos reproductivos de plantas comercialmente importantes, fundamentalmente los frutales y las coníferas. El desarrollo de prácticas de manejo necesitaba el conocimiento detallado de la biología reproductiva de las especies implicadas. Los requerimientos de éstas para florecer y fructificar, así como los estudios de interacciones entre la estructura natural de la población, biología floral y vectores responsables de la polinización y dispersión de semillas, son esenciales para estas prácticas, así como para desarrollar una estrategia apropiada para la conservación de las especies (SEDGLEY & GRIFFIN, 1989).

En general, la biología de la floración en las especies forestales está escasamente documentada, debido fundamentalmente a las dificultades inherentes que tienen los árboles como sujetos experimentales. La gran talla que poseen los individuos cuando alcanzan la edad reproductora, hacen que sea difícil el manejo de sus estructuras florales, hecho que se agrava debido a que buena parte de los procesos biológicamente importantes, sólo pueden dilucidarse con la ayuda de la microscopía.

El género Abies Miller, uno de los más importantes de la familia Pinaceae, está compuesto por cerca de ochenta especies distribuídas fundamentalmente por América, Asia y Europa (GAUSSEN, 1964), donde forman parte de las masas boscosas más importantes que existen.

La mayor parte de la información que hay actualmente acerca de la biología de los abetos se centra en las especies americanas y asiáticas. Aspectos tales como la germinación de las semillas (BATES & ROESER, 1928; BARTON, 1930; ALLEN, 1957; FERREIRA & HANDRO, 1979; JONES & al., 1991; SCHRÖEDER, 1989; HOULE & PAYETTE, 1991), o la embriología (MIYAKE, 1903; HUTCHINSON, 1924; BUCHHOLZ, 1942) han sido intensamente estudiados. Son igualmente frecuentes los trabajos sobre estructura de las poblaciones, que permiten conocer el estado de regeneración natural en que se encuentran los bosques (MOLONEY, 1986; MAZUR, 1989 a y b; MURRAY & LEONARD, 1990; MORIN, 1990; SUZUKI, 1990; LERTZMAN & KREBS, 1991; MURRAY & al., 1991; WILSON, 1991; DOLPH, 1991; NAKASHIZUKA, 1989 y 1991; HAZENBERG & YANG, 1991; TAYLOR & HALPERN, 1991).

Además de estos estudios, los trabajos sobre variabilidad genética de las poblaciones de abetos tienen un especial interés hoy día, ya que ofrecen una visión orientativa acerca del modo de reproducción de las especies en base a la composición isoenzimática de sus hojas o semillas (HUNT & VON RUDLOFF, 1974; JACOBS & WERTH, 1984; MAZE, 1983; NEALE & ADAMS, 1981 y 1985; KUITTINEN & SAVOLAINEN, 1992). Sin embargo, a pesar de la existencia de toda esta información, un estudio exahustivo de la biología reproductiva tan sólo se ha llevado a cabo en algunas especies concretas (OWENS & MOLDER 1977 b; SINGH & OWENS 1981 y 1982).

Dentro de los abetos se pueden distinguir varios grupos, uno de los cuales está formado por diez especies que se distribuyen por las montañas circunmediterráneas. Estas especies viven entre los 35 y 45 grados de latitud Norte, ocupando laderas con exposición N y W, entre los

1000 y 2000 m de altitud (BARBERO & QUEZEL, 1975). Estos abetos circunmediterráneos pueden separarse en dos subgrupos, el occidental y el oriental, que junto con *Abies alba* Miller se muestran en la Fig. 1.1.

El subgrupo occidental se caracteriza por tener la bráctea ovulífera mucho mayor que la tectriz y a él pertenecen Abies pinsapo Boiss., A. marocana Trabut (y A. tazaotana Huguet del Villar), A. numidica Carrière y A. cilicica (Antoine & Kotschy) Carrière, y el oriental, que está constituído por especies afines a A. alba Miller (OZENDA, 1964) y que son A. nebrodensis (Lojac.) Mattei, A. cephalonica J. W. Loudon, A. nordmanniana (Steven) Spach., A. borisiiregis Mattf., A. bornmuelleriana Mattf. y A. equi-trojani (Boiss.) Mattf. Este subgrupo, al contrario que el anterior, se caracteriza por tener la bráctea seminífera de mucho menor tamaño que la tectriz. Abies cilicica (Antoine et Kotschy) Carrière es la única especie que tiene caracteres parecidos a los occidentales y que habita en las montañas orientales del Mediterráneo (NW de Turquía y N del Líbano).

Los bosques de abetos circunmediterráneos tan solo han sido estudiados desde el punto de vista fitosociológico (BARBERO & QUEZEL, 1975; BARBERO & al., 1981; ASENSI & RIVAS MARTINEZ, 1976; RIGUEIRO, 1978; APARICIO & SILVESTRE, 1987), y de diversidad genética (FADY 1990, 1991), no existiendo prácticamente ningún trabajo sobre la biología de sus especies.

Abies pinsapo es una especie endémica del Sur de la península Ibérica que fue descrita por Edmund Boissier en la primera mitad del siglo XIX. Su área de distribución actual está muy restringida ocupando una

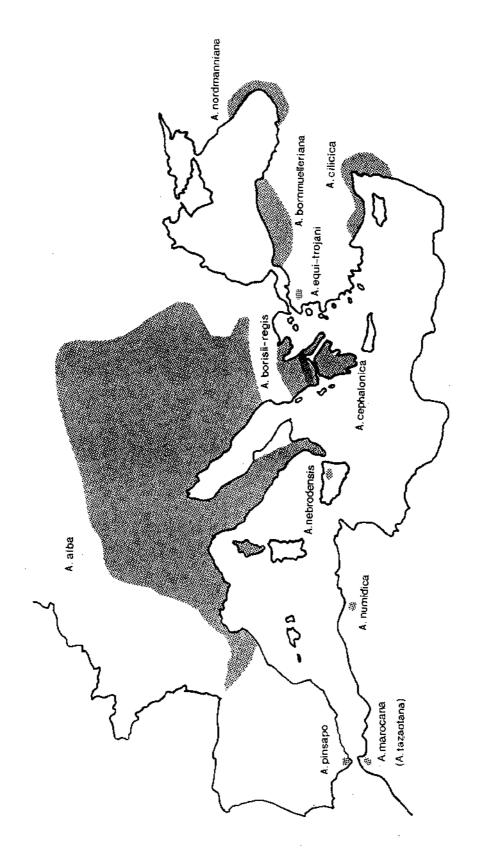


Figura 1.1: Esquema de la localización de los abetos circunmediterráneos y de Abies alba.

superficie aproximada de 1200 Ha en laderas de exposición Norte (DO AMARAL FRANCO, 1986). En la actualidad sólo forma bosques importantes en la Sierra de las Nieves de Ronda, en Sierra Bermeja de Estepona (ambas en la provincia de Málaga) y en la Sierra del Pinar de Grazalema (Cádiz), aunque pueden encontrarse individuos aislados o formando pequeños bosquetes por gran parte de la Serranía de Ronda y Grazalema (APARICIO & SILVESTRE, 1987).

A pesar de ser uno de los endemismos vegetales más singulares de la Península Ibérica, la biología y la ecología de esta especie no ha sido nunca estudiada, y sólo existen estudios puntuales sobre dispersión de piñones (MARTIN BOLAÑOS, 1947), embriología (BUCHHOLZ, 1942), fitoquímica (BARRERO & al., 1989) y germinación de semillas (ARISTA & al., 1992). Sin embargo, no hay ningún trabajo que profundice sobre su biología reproductiva o sobre algún otro aspecto que pueda servir como pauta para la regeneración, expansión y conservación de una de nuestras reliquias vegetales más apreciadas.

Los bosques de Abies pinsapo tienen un gran valor cultural y ecológico que va más allá de su función protectora de suelos y reguladora del ciclo hidrológico, siendo una de las más bellas formaciones boscosas de España. Esta especie tuvo durante el siglo pasado un escaso valor forestal, tal y como se deduce por no ser siquiera mencionada en el Diccionario Geográfico-Estadístico-Histórico de España (MADOZ, 1849). BOISSIER (1939) indicó el gran uso que en algunos pueblos se hacía de las ramas de pinsapo en fiestas y procesiones populares religiosas por la semejanza de sus ramas con pequeñas cruces. La Casa Loring concluyó

Introducción 7

tras realizar un estudio de la madera, que ésta sólo era útil para traviesas, por lo que únicamente ha sido usada para la construcción en los pueblos cercanos y de forma puntual (COMISION FORESTAL, 1870). Incluso el carboneo, que en otras masas forestales ha ejercido una fuerte presión, en los pinsapares apenas ha tenido influencia, por ser el carbón demasiado ligero (LAGUNA, 1883) y por estar los árboles situados en las laderas nortes y pedregosas donde el suelo es demasiado escaso para cubrir la leña y transformarla en carbón (Comunicación personal de carboneros de la zona). Que tengamos noticia, la actuación más importante llevada a cabo en una masa grande de pinsapos tuvo lugar a principios de siglo en la Sierra del Pinar de Grazalema. La familia Lobatón, dueña del pinsapar, vendió gran parte de los árboles maderables a la compañía ferroviaria con el fin de fabricar traviesas para reparar la vía del ferrocarril. El pinsapar fue cortado a finales de la primavera produciéndose un gran incendio cuando toda la madera estaba en el suelo, por lo que se destruyó gran parte de la masa forestal (Comunicación personal de Juan Fernandez Chacón).

Hoy día los usos forestales de los pinsapares han desaparecido casi por completo debido principalmente a la escasez de la especie. Lo restringido de su area de distribución hace que actualmente sea considerada como una especie relíctica. De esta manera y con el fin de asegurar la conservación y protección de esta especie, la UNESCO declaró Reserva de la Biosfera en 1977 al pinsapar de la Sierra de Grazalema y posteriormente se crearon los Parques Naturales "Sierra de Grazalema" (1984) y "Sierra de las Nieves" (1989) y el Paraje Natural "Los Reales de Sierra Bermeja" (1989). En estas zonas se están llevando a cabo

programas de reforestación para ampliar el área que actualmente ocupa el pinsapo. Los problemas existentes en las repoblaciones realizadas hacen que sea imprescindible un estudio básico sobre su biología que ayude a comprender los problemas que pueden surgir en la regeneración natural de la especie, así como en el manejo de ésta.

El objetivo del presente trabajo es contribuir al conocimiento general de *Abies pinsapo*, sobre todo en aquellos aspectos que puedan ser importantes en el establecimiento de sus comunidades, como son: el desarrollo de los conos florales, la floración, polinización, fructificación, germinación de las semillas y supervivencia de las plántulas. Además y en concreto en la Sierra del Pinar, donde el bosque de pinsapos se encuentra mejor conservado, se ha querido conocer cómo está estructurada la población y cómo pueden influir éste y otros aspectos en la regeneración de la especie.

2. AREA DE ESTUDIO



2.1. SITUACIÓN. CARACTERÍSTICAS GEOLÓGICAS

El estudio se ha llevado a cabo en aquellas zonas donde el pinsapo se desarrolla formando bosques densos, que son la Sierra de Grazalema (Cádiz), Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja (Málaga), (Fig. 2.1). Las Serranías de Grazalema y Ronda pertenecen a la cordillera Bética y constituyen el extremo occidental de ésta. Dentro de esta cordillera se distinguen dos ámbitos, el bético y el subbético. El ámbito bético está formado por los terrenos geológicos más antiguos y metamórficos, y se encuentra al Sur. A él pertenecen la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja. El ámbito subbético, al Norte, se caracteriza por sus estratos sedimentarios de edad secundaria y terciaria, y a él pertenece la Sierra de Grazalema.

2.1.1. El Parque Natural de la Sierra de Grazalema.

Se encuentra situado en las provincias de Cádiz y Málaga, limita al N con el río Guadalete, al S con el término municipal de Cortes de la Frontera, al E con el río Guadiaro, y al W con los términos de El Bosque y Ubrique. La zona de Reserva, donde se ha llevado a cabo el estudio, comprende una pequeña parte de la totalidad del Parque, e incluye los términos municipales de El Bosque, Grazalema y Zahara de la Sierra, quedando delimitado por la zona que queda dentro de estos tres pueblos (Fig. 2.2).

Area de Estudio 11



Figura 2.1: Arriba localización de las provincias de Cádiz y Málaga dentro de la Península Ibérica. Abajo las provincias de Cádiz y Málaga donde se localizan los tres pinsapares. 1-Sierra de Grazalema; 2-Sierra de las Nieves; 3-Sierra Bermeja.

Dentro de la Reserva, en la ladera N de la Sierra del Pinar, el pinsapo forma un bosque espeso entre los 900 y los 1400 m. Por todo el resto de la Reserva hay individuos aislados o en pequeños grupos (Fig. 2.2) en una zona de superficie cercana a 26 Km² que abarca: los Llanos del Revés, la base del Cerro del Montón, la Camilla baja y la parte nordeste de la Sierra de Zafalgar (Puerto del Horno de la Miera, la Cañada Verde y el Cerro de la Cornicabra).

La Sierra de Grazalema está compuesta fundamentalmente por calizas y margo-calizas jurásicas, y en algunas zonas podemos encontrar dolomías de gran potencia. La naturaleza de estas rocas unido a las intensas precipitaciones, dan lugar a procesos cársticos en diversas zonas de la sierra, originando un relieve abrupto con numerosas pendientes. La Sierra del Pinar, donde se encuentra el bosque de pinsapos, tiene una alineación E-O, en cuyos extremos encontramos dos picos importantes: al O, el Torreón con 1654 m (es el pico más alto de Andalucía Occidental) y al E el Pico del Monte San Cristobal con 1550 m. Desplazándonos hacia el N nos encontramos con laderas de fuertes pendientes donde se encuentran grandes canchales móviles.

Los suelos de la Serranía de Grazalema son en general de escaso desarrollo, siendo interrumpidos frecuentemente por afloramientos rocosos. Esto es debido a las fuertes pendientes que abundan en la sierra, en las que la formación del suelo es difícil y su erosión muy fácil. Debido a ésto encontramos principalmente litosuelos o protosuelos que se acumulan en las depresiones, pudiendo encontrarse suelos rojos relictos en las dolomías (terras rossas).

Area de Estudio

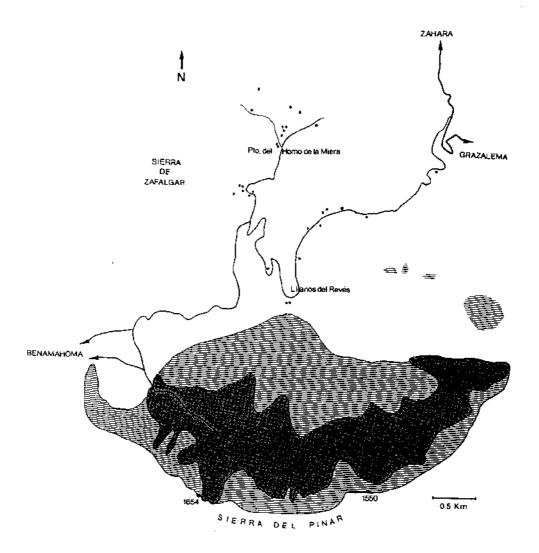


Figura 2.2: Croquis de la zona de estudio dentro del Parque Natural "Sierra de Grazalema". El área punteada indica la zona donde el pinsapo se encuentra formando un bosque puro, y el área rayada donde se encuentra mezclado con Quercus rotundifolia y Q. faginea.

2.1.2. El Parque Natural de la Sierra de las Nieves.

Se encuentra situado en la zona occidental de la provincia de Málaga, muy cerca de la provincia de Cádiz, y comprende parte de los términos municipales de Ronda, El Burgo, Tolox, Yunquera y Parauta. Nuestra zona de estudio está situada en el límite Norte del Parque, en la cuenca alta del rio Burgos, dentro del término municipal de El Burgo (Fig. 2.3). Es una mancha de pinsapos que se localiza a unos 10 Km al pie del carril que parte paralelo al arroyo de la Fuenblanca, desde la carretera que sale del Burgo con dirección a Yunquera. Se encuentra a 900 m de altitud en orientación Norte y en ella los pinsapos forman un bosquete a una densidad de 2500 pinsapos por Ha.

La Sierra de las Nieves es la parte más elevada de la Serranía de Ronda. Se asienta sobre material calizo y margo-calizo parcialmente metamorfizado de edad jurásica, y dolomías localmente metamorfizadas del triásico. Como en el caso de la Sierra de Grazalema, podemos encontrar zonas donde se han producido fuertes carstificaciones debido a la conjunción de las intensas lluvias con el sustrato. Los picos más altos de esta sierra son el Torrecilla, con 1919 m, seguido de los Enamorados, con 1775 m. Los suelos están escasamente desarrollados y debido a la accidentada topografía del terreno los más abundantes son los litosuelos y protosuelos, aunque de forma residual en algunas áreas aisladas se pueden encontrar "terras rossas" y tierras pardas calizas (PEINADO & RIVAS-MARTINEZ, 1987).

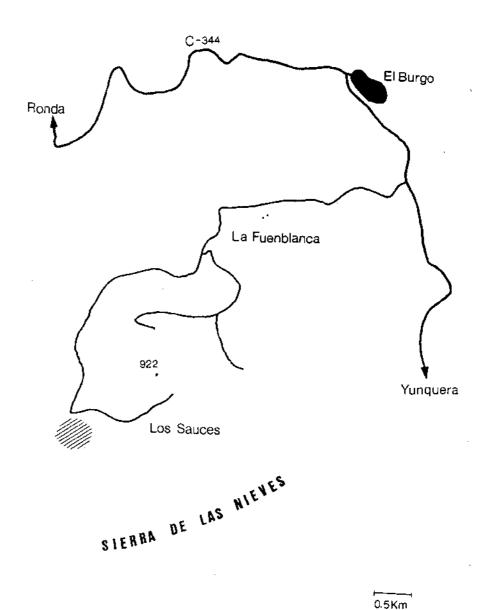


Figura 2.3: Croquis de la situación de la zona de estudio (en rayado) dentro del Parque Natural "Sierra de las Nieves".

2.1.3. El Paraje Natural de Sierra Bermeja.

Es una zona montañosa que se localiza en la zona suroccidental de Málaga y comprende parte de los términos municipales de Casares, Estepona y Genalguacil. La zona de estudio se sitúa en los Reales de Sierra Bermeja, en el bosque de pinsapos que se desarrolla a pie de la carretera que sube al repetidor de televisión partiendo desde Estepona (Fig. 2.4). Este pinsapar está situada a 1100 m de altitud en orientación N, y en él los pinsapos forman un bosque denso donde podemos encontrar unos 2500 pies por Ha.

Sierra Bermeja tiene una orografía abrupta y en pocos kilómetros sube desde el nivel del mar hasta su cota más alta en el Puerto de los Reales con 1447 m de altitud. Esta sierra presenta un sustrato muy diferente a las dos anteriores, ya que se asienta sobre una base de rocas ultrabásicas de gran potencia (peridotitas). Esta roca es fácilmente alterable por los agentes atmosféricos y por hidratación da lugar a serpentinas formándose una costra de color pardo rojizo al cual debe su nombre esta sierra. Los suelos fundamentalmente son litosuelos y tierras pardas meridionales que se originan a partir de materiales ígneos, pudiendo existir algún tipo intermedio (PEINADO & RIVAS-MARTINEZ, 1987).

17

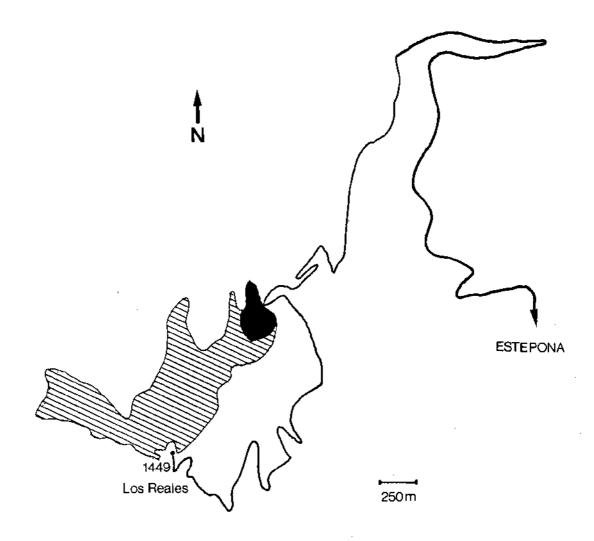


Figura 2.4: Croquis de la situación de la zona de estudio (en negro) dentro del Pinsapar (en rayado) del Paraje Natural "Sierra Bermeja".

2.2. CLIMA

Las cordilleras béticas se encuentran bajo el ámbito del clima mediterráneo, pero entre ellas existen diferencias regionales importantes debidas fundamentalmente a la distribución tanto espacial como temporal de las precipitaciones. Estas disminuyen fuertemente de Oeste a Este, por lo que las máximas pluviométricas se sitúan en las sierras que enfrentan las depresiones atlánticas. Grazalema es la zona más lluviosa y recibe unos 2000 mm anuales, una vez pasado este primer frente la pluviosidad decrece rápidamente hacia el Este, de modo que la Sierra de las Nieves no llega a totalizar más que unos 1600 mm en sus cumbres, y en Sierra Bermeja la precipitación llega a un total anual de 1068 mm.

Para describir el clima de las zonas de estudio, se han utilizado los datos recogidos en las estaciones termopluviométricas de Grazalema, El Burgo y Pujerra. En la Fig. 2.5 se representa el diagrama ombrotérmico correspondiente a estas tres localidades.

En Grazalema la precipitación anual media durante los últimos 20 años (1972-1992) es de 1886 mm. El mes más frío es enero con 6.8 C de temperatura media, y los más cálidos son julio y agosto con alrededor de 25 C cada uno. Como puede observarse en la Fig. 2.5, durante siete meses del año las precipitaciones son abundantes, superando ampliamente los 100 mm. Sin embargo, las lluvias no son constantes durante estos meses, sino que caen torrencialmente durante cortos períodos de tiempo.

Area de Estudio

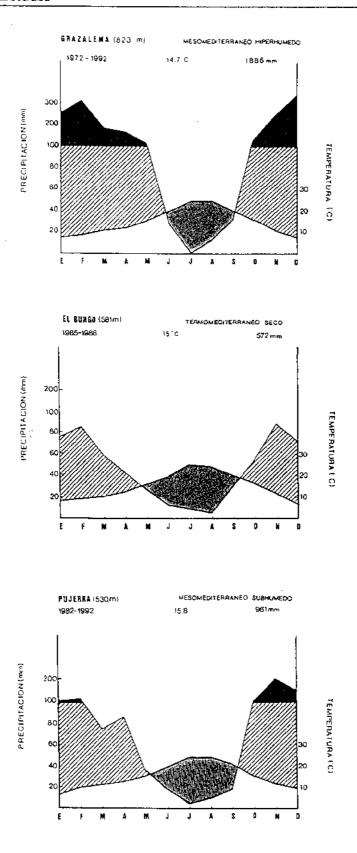


Figura 2.5: Diagramas ombrotérmicos de las estaciones termopluviométricas de Grazalema, El Burgo y Pujerra. La zona oscura representa los meses en que la precipitación excede los 100 mm. La zona rayada es el período húmedo del año y la punteada el seco.

Durante el período de estudio, las precipitaciones totales fueron inferiores a la media (Tabla 2.1), siendo sobre todo 1990, 1991 y 1992, años especialmente secos. De acuerdo con los datos obtenidos podemos decir que la zona donde se desarrolla el estudio tiene un ombroclima hiperhúmedo y se encuentra situada en el piso bioclimático mesomediterráneo (RIVAS MARTINEZ, 1983).

Meses	1972-	1992	1989	1990	1991	1992
Enero	252.9	(43)	158.0	140.6	21.4	5,6
Febrero	319.4	(64)	322.5	0.0	273.5	77.9
Marzo	182.5	(33)	50.1	22.2	327.5	71.5
Abril	173.4	(25)	215.4	203.3	137.7	190.6
Mayo	11.5	(26)	31.4	20.9	6.5	43.9
Junio	23.0	(6)	0.0	1.1	14.4	99.6
Julio	2.5	(1)	0.0	0.9	6.5	0.0
Agosto	14.0	(7)	21.9	0.0	1.6	10.1
Septiembre	32.4	(8)	16.6	7.2	94.6	56.6
Octubre	148.6	(32)	88.5	228.5	219.6	-
Noviembre	257.9	(54)	497.7	171.0	109.2	-
Diciembre	342.8	(75)	435.8	87.2	40.9	-
Total	1886.0	(140)	1837.9	882.9	1253.4	_

Tabla 2.1: Precipitación (mm) recogida en la Estación Meteorológica de Grazalema. Se dan los datos medios de los últimos 20 años seguidos del error stándard y los datos medios de cada mes durante los cuatro años en los que se ha realizado el estudio. -, sin datos.

En El Burgo, la precipitación media anual de esta zona es de 572.7 mm, y prácticamente en ningún mes se sobrepasan los 100 mm. En la Tabla 2.2 se muestran los datos de pluviosidad pertenecientes a este

periodo de tiempo. No disponemos de los datos corespondientes al periodo 1989-1992, en el cual se desarrolló el estudio. El mes más frío del año es diciembre con una media de 6.6 C, y los más cálidos julio y agosto con 25 C cada uno. La zona pertenece al piso termomediterráneo y presenta un ombroclima seco (RIVAS MARTINEZ, 1983).

Meses	x	e.s.
Enero	77.3	17
Febrero	82.0	11
Marzo	57.3	8
Abril	41.8	7
Мауо	25.3	4
Junio	11.9	3
Julio	6.6	5
Agosto	4.7	3
Septiembre	31.6	15
Octubre	52.2	14
Noviembre	87.2	17
Diciembre	72.6	12
Total	572.7	64

Tabla 2.2 Precipitación (mm) media mensual durante el periodo 1965-1989, recogida en la Estación Meteorológica de El Burgo, e.s., error stándard.

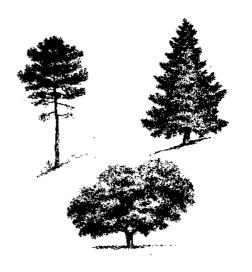
En Sierra Bermeja la precipitación media durante 10 años consecutivos es de 961 mm. El mes más frío es enero con una temperatura media de 11.7 C y los más cálidos julio y agosto con 25 C cada uno. Durante cinco meses del año la precipitación supera los 100 mm (Tabla 2.3), siendo los meses de junio, julio, agosto y septiembre los más secos.

El año 1989 fue mucho más lluvioso que la media, y 1992, por el contrario, fue más seco de lo habitual. En base a estos datos podemos decir que Sierra Bermeja tiene un régimen de humedad correspondiente al mesomediterráneo subhúmedo (RIVAS MARTINEZ, 1983).

Meses	1982-1992	1989	1990	1991	1992
Enero	116.0 (33)	233	86	26	31
Febrero	129.0 (6)	285	10	216	70
Marzo	75.0 (17)	6.3	154	225	70
Abril	86.0 (17)	159	266.3	80	103
Mayo	36.4 (11)	57.5	14	3	14
Junio	18.0 (8)	0	-	-	89
Julio	3.7 (3)	0	0	-	0
Agosto	9.5 (8)	0	0	0	0
Septiembre	18.8 (5)	14	7	53	4 1
Octubre	122.4 (35)	436	93	283	136
Noviembre	208.0 (61)	783	171	65	14
Diciembre	159.3 (43)	499	109	55	66
Total	961.4(201)	2474.1	-	-	667

Tabla 2.3: Precipitación (mm) recogida en la Estación Meteorológica de Pujerra en los últimos 10 años, seguidos de error stándard y los datos medios de cada mes durante los cuatro años en los que se ha realizado el estudio. -, sin datos.

3. VEGETACION



3.1. VEGETACIÓN

Para caracterizar los bosques de pinsapos que se desarrollan en estas sierras, en cada una de ellas se realizaron transectos en los que se muestreaba una superficie de 50 m² y se anotaba la presencia de las especies perennes que aparecían en cada uno de ellos. En el caso de las especies arbóreas que se mezclan con el pinsapo, fundamentalmente *Quercus rotundifolia* Lam. y *Quercus faginea* Lam., se contó además el número de individuos juveniles (menores de 1 m de altura), individuos arbustivos (mayores de 1 m pero menores de 15 cm de perímetro a 1 m de altura) y árboles (mayores de 15 cm de perímetro a 1 m) que aparecían en cada transecto.

3.1.1. Grazalema

En la Sierra de Grazalema se realizaron 176 transectos que recorrieron la ladera N de la Sierra del Pinar desde las zonas altas accesibles (1350 m), hasta el valle (750 m).

En la Reserva de la Sierra de Grazalema podemos encontrar diferentes tipos de vegetación. El pinsapar (Fig. 3.1 A) es quizás la zona más pobre dentro de la Reserva, y sólo las especies más esciófilas tales como Daphne laureola L. subsp. latifolia (Cosson) Rivas Martinez, Helleoborus foetidus L., y Rubia peregrina L. entre otras, encuentran su óptimo.

Figura 3.1: A- Visión general del pinsapar de la Sierra del Pinar de Grazalema. B- Zona del valle de la Sierra del Pinar de Grazalema donde los pinsapos comienzan a mezclarse con los quejigos. →

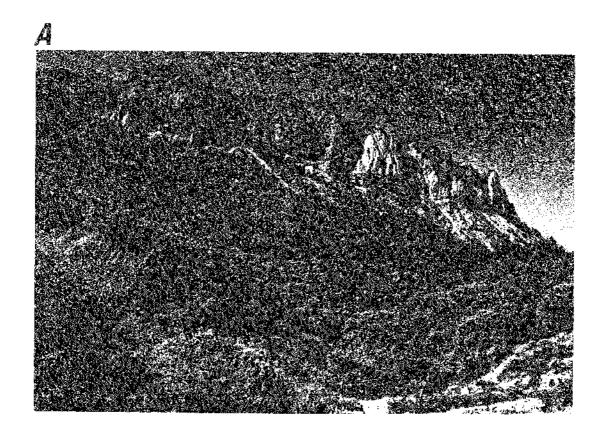
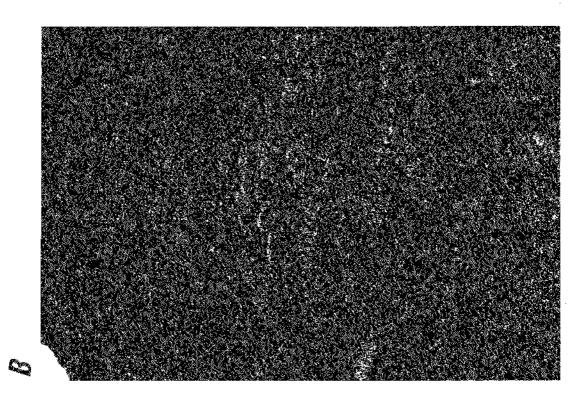
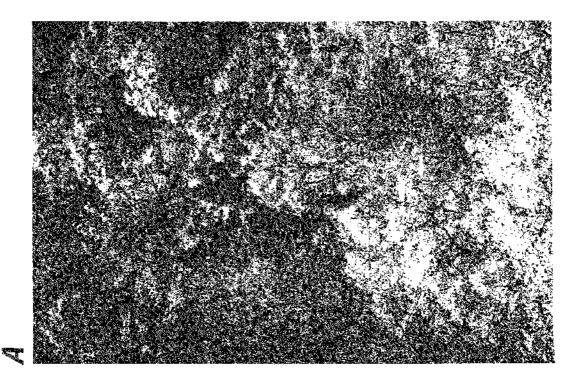




Figura 3.2: A- Pinsapos aislados en las zonas más bajas de la Sierra del Pinar. B- Pinsapos aislados en la ladera de la Sierra de Zafalgar. →





A medida que nos desplazamos hacia las zonas más bajas, el pinsapo se mezcla con encinas (Quercus rotundifolia), en los suelos más secos, y con quejigos (Quercus faginea), en los mas húmedos y profundos, dando lugar a bosques mixtos (Fig. 3.1 B). La cantidad de pinsapos va decreciendo hasta encontrar individuos aislados (Fig. 3.2 A y B) junto con quejigos y algarrobos (Ceratonia siliqua L.) en zonas con un abundante y denso matorral epinoso formado por Ulex parviflorus Pourret, Rhamnus alaternus L., R. lycioides L., Crataegus monogyna Jacq. subsp. brevispina (G. Kunze) Franco, Rubus ulmifolius Schott, Smilax aspera L. y otras especies no espinosas como Lavandula lanata L., Pistacia lentiscus L., P. terebinthus L., Arbutus unedo L., Juniperus oxycedrus L., J. phoenicea L., Phlomis purpurea L. y Cistus albidus L. entre otras principalmente.

En la ladera N de la Sierra del Pinar encontramos dos especies predominantes de árboles acompañando a A. pinsapo. Estas especies son por orden de importancia Quercus rotundifolia y Quercus faginea. El pinsapo se encuentra en proporción mayoritaria con un porcentaje de plantas del 78%, mientras que un 15% son encinas y sólo el 7% quejigos. Tanto las encinas como los quejigos que encontramos dentro del pinsapar son mayoritariamente individuos juveniles menores de un metro de altura (Fig. 3.3).

Dentro del pinsapar, el quejigo aparece hasta los 900 m, siendo infrecuente encontrarlo por encima de esta altura. La encina llega hasta altitudes superiores, y podemos encontrar algunos individuos hasta los 1300 m. A partir de esta altura los individuos arbóreos que encontramos en los transectos fueron casi exclusivamente pinsapos.

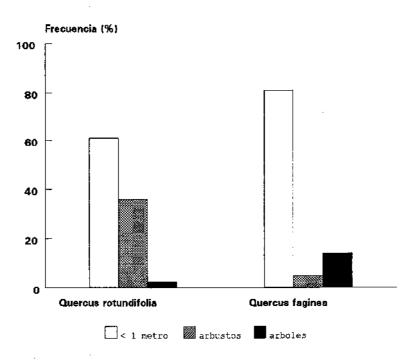


Figura 3.3: Proporciones de los individuos juveniles (menores de 1 metro), arbustivos (mayores de un metro pero menores de 15 cm de perímetro a esa altura) y arbóreos (mayores de 15 cm de perímetro a 1 m de alto) de Quercus rotundifolia (n = 577) y Q. faginea (n = 281) en la ladera N de la Sierra del Pinar.

Existe una variación en la proporción de estas especies dependiendo de la densidad del bosque. En las zonas más cerradas prácticamente sólo se desarrollan pinsapos (Fig. 3.4). En los claros, sin embargo, aunque el pinsapo sigue siendo la especie mayoritaria, su proporción disminuye hasta el 62% a costa de la de encinas, que llega a ser del 35%. En estas zonas, tanto los quejigos como las encinas están representados por individuos juveniles (plántulas o arbustos) siendo muy escasos los árboles (Fig. 3.5). Por el contrario en las zonas densas, los pocos quejigos y encinas que encontramos son en su mayoría plántulas y árboles, siendo infrecuente encontrar individuos arbustivos. La mayor proporción de encinas en los claros del bosque parece indicar que esta

especie prefiere zonas abiertas para su desarrollo, por lo que las zonas más espesas del pinsapar podrían estar limitando su expansión.

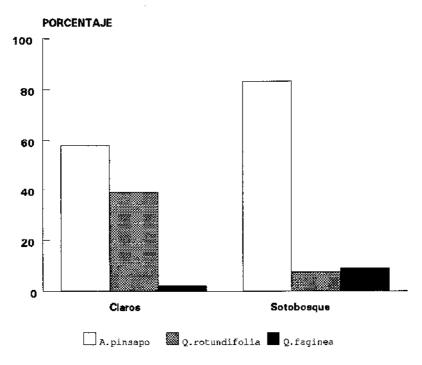
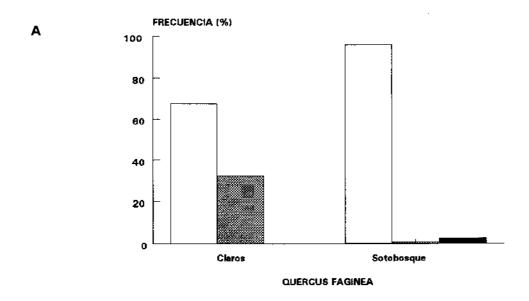


Figura 3.4: Diferentes proporciones de *Abies pinsapo*, *Quercus rotundifolia* y *Quercus faginea* en zonas de alta y baja densidad (claros de bosque) de la Sierra del Pinar.

Además de las diferencias anteriormente expuestas, la vegetación que forma parte de los claros y la del sotobosque es muy diferente. Aunque algunas especies son comunes y generalmente se encuentran por todo el pinsapar, hay otras como *Crataegus monogyna*, *Ulex parviflorus*, *Cistus albidus* y *Rubus ulmifolius*, que aparecen en los claros casi con exclusividad, llegando alguna de ellas (como por ejemplo *Crataegus monogyna*) a crecer en forma de pequeños árboles. En el



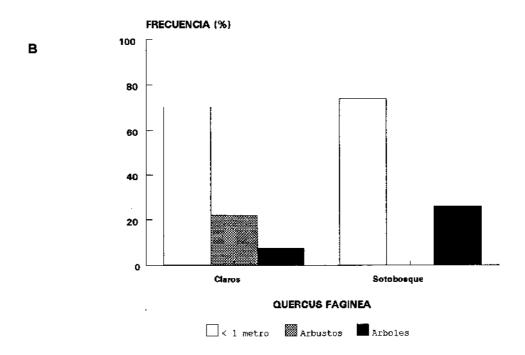


Figura 3.5: Diferentes proporciones de individuos juveniles (menores de un metro), arbustivos (menores de 15 cm de perímetro a un metro) y arbóreos (mayores de 15 cm de perímetro a un metro) de Quercus rotundifolia y Quercus faginea, en claros de bosque y en zonas densas.

sotobosque del pinsapar también encontramos algunas especies con mucha frecuencia tales como Iris foetidissima L., Rubia peregrina L., Hedera helix L., Cephalantera rubra (L.) L.C.M. Richard, Paeonia coriacea Boiss., Orobanche haenselerii Reuter in DC., Narcissus cuatrecasacii Casas, Lainz & Luis Rejón y Helleborus foetidus L., aunque quizás la más característica sea Daphne laureola L. subsp latifolia (Cosson) Rivas Martinez, muy frecuente por todas las zonas umbrías del bosque.

3.1.2. Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja

En cada una de las parcelas estudiadas en la Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja, se realizaron cuatro transectos en los que se anotaron todas las especies perennes que acompañan a *Abies pinsapo* en estos pinsapares.

En la parcela elegida en el Parque Natural de la Sierra de las Nieves, la vegetación básicamente es la misma que la que se desarrolla en las zonas más abiertas de la Sierra de Grazalema. Los pinsapos, muchos de los cuales han sido limpiados de ramas bajas, se encuentran formando un bosque mixto con Quercus rotundifolia y algunos ejemplares de Pinus pinaster Aiton. Acompañando a estas especies existe un matorral denso formado por Lavandula lanata, Phlomis purpurea, Juniperus oxycedrus, Paeonia broteroi Boiss. & Reuter, Rosmarinus officinalis L., Cistus albidus, Ulex parviflorus, Rhamnus alaternus, Crataegus monogyna subsp. brevispina y Pistacia lentiscus.

En Sierra Bermeja, los pinsapos se encuentran formando un bosque espeso que en algunas zonas se mezcla con pinos (*Pinus pinaster*; Fig. 3.6 A). En las zonas más azotadas por el viento, los pinsapos juveniles cobran el aspecto almohadillado típico de las plantas que viven a grandes altitudes (Fig. 3.6 B). Acompañando a los pinsapos encontramos principalmente *Cistus populifolius* L. subsp. *major* (Dunal) Heywood, *Bunium alpinum* Waldest & Kit. subsp. *macuca* (Boiss.) P.W. Ball, *Alyssum serphyllifolium* Desf. subsp. *malacitanus* Rivas Goday, *Saxifraga gemmulosa* auct. non Boiss., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn y *Cerastium gibraltaricum* Boiss. Este pinsapar presenta una composición florística muy particular como consecuencia de la alta toxicidad de los suelos.



35

Figura 3.6: A- Visión general del pinsapar de los Reales de Sierra Bermeja. B- Pinsapos con aspecto almohadillado en la zona más alta de los Reales de Sierra Bermeja.

-







3.2. FENOLOGÍA DE LA FLORACIÓN EN EL PINSAPAR DE LA SIERRA DE GRAZALEMA

Debido a que la mayor parte de nuestro estudio se ha centrado en el pinsapar que se desarrolla sobre la Sierra del Pinar de Grazalema, hemos querido conocer los ritmos fenológicos de esta comunidad vegetal. Para ello se ha seguido la fenología de la floración de las 18 especies perennes más frecuentes dentro del bosque. Sólo aquellas cuya representación en la zona era muy escasa se han excluído del estudio.

Se marcaron 10 plantas de cada una de las especies, en las cuales se realizaron apreciaciones subjetivas del estado de floración, estableciéndose cuatro fases: ausencia, inicio, pico y final (ANDERSON & HUBRICHT, 1940). Se ha considerado que una especie estaba en pico de floración cuando al menos el 50% de los individuos estaba en flor (RANTA & al., 1981; ARROYO, 1988), y que un individuo estaba en inicio de floración cuando al menos tenía una flor (HERRERA, 1986). Se han anotado además los momentos en que se produce el crecimiento vegetativo, la maduración de los frutos y dispersión de las semillas.

La periodicidad de las observaciones ha sido semanal. El marcaje se realizó en octubre de 1990 y el seguimiento finalizó en marzo de 1992. Las especies marcadas han sido: Abies pinsapo, Bupleurum gibraltaricum Lam., B. spinosum Gouan, Cistus albidus, Crataegus monogyna, Daphne laureola subsp. latifolia, Erinacea anthyllis Link, Hedera helix, Helleborus foetidus, Iris foetidissima, Prunus spinosa, Ptilotrichum

spinosum (L.) Boiss., Quercus faginea, Q. rotundifolia, Rosa canina L., Rosa pouzinii Trat, Rubus ulmifolius y Rubia peregrina.

En la Fig. 3.7 se muestra un resumen de la fenología de floración y fructificación de las especies estudiadas y en la Fig. 3.8 el número de ellas que se encuentran en floración y dispersando las semillas en cada época del año.

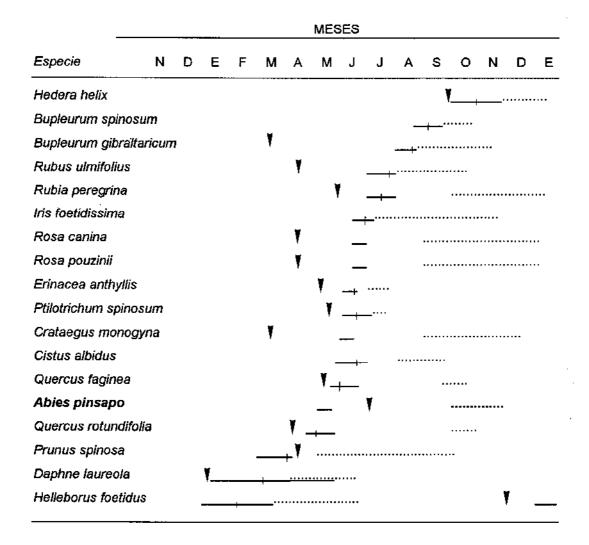


Figura 3.7 : Fenología de floración y fructificación de 18 especies perennes de la Sierra del Pinar de Grazalema durante el periodo de estudio. Para cada especie el trazo vertical representa el momento de máxima floración, la barra horizontal el periodo completo de floración, y la linea punteada indica la presencia de frutos maduros y dispersando semillas. Las flechas indican los momentos en que se produce el crecimiento vegetativo.

Como puede observarse el pico de floración está situado entre finales de primavera y principios de verano, como es característico de las comunidades que se encuentran a gran altitud (C.M. HERRERA, 1984; ARROYO, 1990). La mayoría de estas especies tuvieron períodos de floración que oscilaron entre 4 y 30 días. Hay, sin embargo, dos especies de floración típicamente invernal, como son Daphne laureola subsp. latifolia y Helleborus foetidus. Estas dos especies muestran además un período de floración considerablemente más largo (de 90 a 120 días) que los de las que florecen a principios de verano. La mayoría de las especies seguidas (83%) son polinizadas por insectos y sólo Abies pinsapo, Quercus rotundifolia y Quercus faginea tienen polinización anemófila.

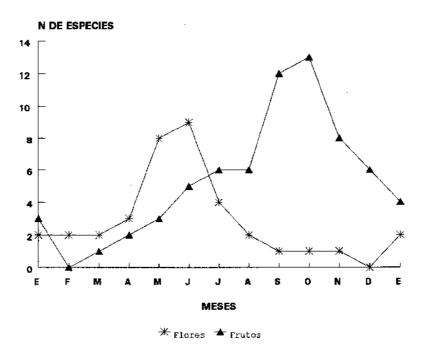


Figura 3.8: Número de especies en flor y con frutos maduros a lo largo del año en la Sierra de Pinar de Grazalema. El número total de especies es 18.

El pico de fructificación y dispersión de semillas se desplaza hacia principios de otoño, situándose entre los meses de septiembre y octubre (Fig. 3.8). La proporción de especies con frutos de dispersión zoócora fue del 61%.

4. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE



4.1. DESCRIPCIÓN

El pinsapo es un árbol robusto que puede llegar a medir entre 20 y 30 m de altura. Tiene un tronco recto, con ritidoma grisáceo blanquecino, en el cual se disponen las ramas de forma casi trímera y crecen horizontalmente. El crecimiento del árbol es típicamente monopódico lo que le da su apariencia piramidal, sin embargo en algunas ocasiones la rotura de la yema principal hace que se desarrollen dos o tres ramas laterales que pueden alcanzar un desarrollo semejante, adquiriendo de esta forma una copa más redondeada. Su follaje es fácilmente distinguible del de otras especies del género por tener unas acículas extremadamente cortas y agudas, que se disponen helicoidalmente alrededor de la rama que las sostiene. La agudeza de las hojas es mucho más patente en los primeros estadíos del desarrollo. Estas hojas son de color verde-oscuro o verde-glauco y en su envés se pueden encontrar dos líneas blanquecinas, donde se disponen los estomas.

Al igual que en las demás especies del género, los conos florales se originan en las ramas del año. Los femeninos en la cara adaxial de los extremos de los sistemas rameales de uno a diez años (por lo que aparecen en la zona superior del árbol), y los masculinos en la cara abaxial de los extremos de los sistemas rameales de mayor edad, por lo que se pueden encontrar repartidos por toda la periferia del árbol, excepto en la zona apical.

El polen de Abies pinsapo tiene un tamaño muy grande, es analeptomado y heteropolar con dos sacos aeríferos y simetría bilateral

(DIEZ, 1987). Esta morfología es muy homogénea dentro del género Abies (FERNANDEZ & al.,1990), mostrándose como un grupo estenopalínico. El polen de pinsapo es el más grande de todas las Espermatofitas autóctonas de Andalucía.

Los conos femeninos se componen de numerosas brácteas tectrices insertas helicoidalmente alrededor de un eje, y en cuyas bases se disponen las brácteas ovulíferas, cada una de las cuales presenta dos primordios seminales en su base, excepto las más superiores e inferiores del cono, que son estériles. Cuando los conos alcanzan la madurez las brácteas ovulíferas son mucho más grandes que las tectrices quedando éstas encerradas en el interior de la piña. Este carácter taxonómico diferencia a Abies pinsapo, A. marocana (y A. tazaotana), A. numidica y A. cilicica del resto de los abetos mediterráneos. Las piñas totalmente maduras abren las escamas liberando un gran número de piñones alados y quedando el eje de la piña en el árbol durante cerca de 20 años (observación personal).

4.1.1. Caracterización cariotípica

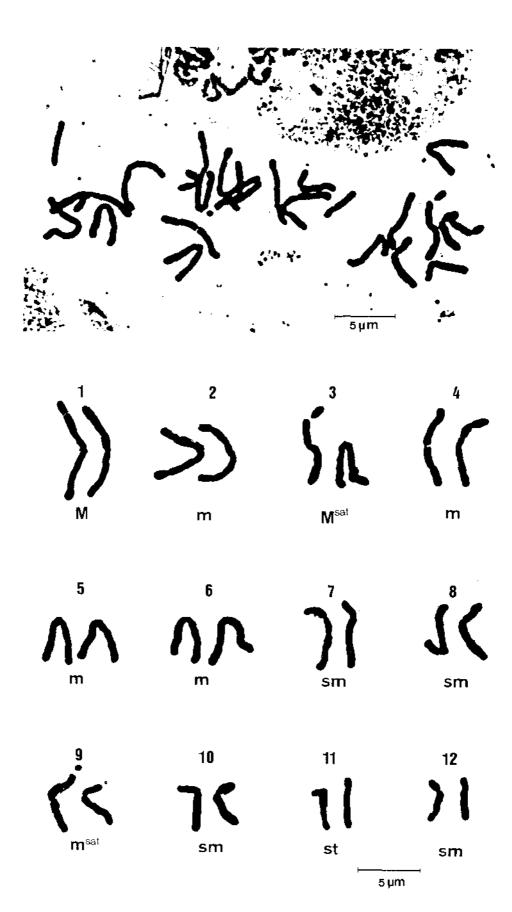
A partir de piñones germinados procedentes de la Sierra de Grazalema, se obtuvieron meristemos radicales que fueron tratados con 8-hidroxiquinoleina 0.002 M (TJIO & LEVAN, 1950) durante 3-4 horas y fijados en carnoy (alcohol etílico:ácido acético, 3:1). Estas raices se tiñeron con carmín-alcohólico-clorhídrico (SNOW, 1963) para observar los cromosomas en mitosis. Para indicar la morfología de los cromosomas se ha seguido la terminología propuesta por LEVAN & al., (1964) y para

el tamaño aparente de los cromosomas y el grado de asimetría del cariotipo a STEBBINS (1938) y (1971) respectivamente.

En la Fig. 4.1 se muestra el cariotipo y cariograma de Abies pinsapo. Al igual que en otras especies del género Abies (DARLINGTON & WYLIE, 1955; GAJDOSOVA & VOOKOVA, 1991), presenta 24 cromosomas en metafase somática. Este número es coincidente con el recuento realizado por FERNANDEZ-CASAS (1977) sobre material de Sierra Bermeja. La mayoría de los géneros de la familia Pinaceae presentan una gran estabilidad genética, teniendo la mayor parte de sus géneros 24 cromososmas como número somático, con la sóla excepción del género Pseudotsuga con 26 y Pseudolarix con 22 (DARLINGTON & WYLIE, 1955; EHRENDORFER, 1976).

El tamaño aparente de los cromosomas de *Abies pinsapo* varía entre 8 y 18 μ m (Tabla 4.1) por lo que se pueden considerar grandes. La fórmula idiogramática es: $2M + 2M^{sat} + 8m + 2m^{sat} + 8sm + 2st$. La asimetría del cariotipo es del tipo 2B. Es un taxon diploide con número básico x = 12.

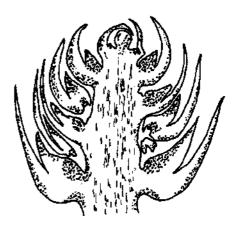
Figura 4.1: A- Mitosis en meristemos radicales de semillas de Abies pinsapo. B- Cariograma de Abies pinsapo. \rightarrow



Pareja	Tamaño aparente (µm)
1	18.0-18.0
2	17.0-17.0
3	16.0-16.0
4	14.0-16.0
5	15.0-15.0
6	14.5-15.0
7	12.0-13.0
8	11.5-12.0
9	11.0-13.0
10	10.0-11.0
11	9.5-10.0
12	8.0- 8.5
Tamaño cariotipo	321

Tabla 4.1: Tamaño aparente de los cromososmas (en micras) y tamaño del cariotipo.

5. ONTOGENIA FLORAL



5.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Para tener una idea de cómo cambian las estructuras reproductoras a lo largo del tiempo, se fueron recolectando inflorescencias masculinas y femeninas durante su desarrollo. Los conos se recogieron de dos árboles de la Sierra de Grazalema, uno de ellos situado en la Sierra de Zafalgar, en el Puerto del Horno de la Miera, y el otro en la Sierra del Pinar. La recogida de conos abarcó desde la formación de las yemas hasta la dispersión del polen en el caso de las inflorescencias masculinas, o de las semillas, en el caso de las femeninas. Se recolectaron además yemas de crecimiento vegetativo en el momento de su formación, con el fin de poder establecer comparaciones entre éstas y las reproductoras. Todos los conos recolectados se midieron en longitud y anchura con un pie de rey.

Las recolecciones tuvieron una periodicidad mensual, aunque en el momento de la floración fueron más frecuentes. El material se fijó en FAA (etanol-acético-formol, 90:5:5), en Carnoy (etanol-acético, 3:1) y en Navashin (LöVE & LöVE, 1975) y se almacenó en etanol a 4 C hasta el momento de su estudio.

De cada una de las fechas de recolección se seleccionaron muestras de piñas o piñones de distintas edades y tamaños y se incluyeron en parafina para su posterior corte y estudio a microscopía óptica. Además, algunas de las muestras de conos masculinos jóvenes fijados en Carnoy se tiñeron con carmín-clorhídrico-etílico (SNOW, 1963) durante al menos 48 h, calentando ligeramente. A continuación se separaron

estambres de distintos tamaños y se montaron por aplastamiento en acético al 45%, para observarlos a MO.

5.1.1. Técnica de inclusión en parafina y realización de cortes histológicos

La técnica empleada fundamentalmente ha sido la recomendada por JOHANSEN (1940), sin embargo algunos pasos han sufrido alguna modificación o han sido sustituidos por otros hasta poner a punto la técnica utilizada para este trabajo. A continuación se detallan los pasos seguidos en la elaboración de las preparaciones:

- 1. Se deshidrataron las muestras pasándolas por series crecientes de alcohol butílico terciario (series de JOHANSEN, 1940). Cada paso tuvo una duración de 30 ó 40 minutos, durante los cuales los tubos con las muestras se colocaron en una campana de vacío para ayudar a la infiltración.
- 2. A continuación se realizaron tres cambios seguidos en alcohol butílico terciario puro, la duración de estos pasos fue de 30 minutos para el primero, al menos 12 horas para el segundo y de 30 minutos para el tercero. Durante este tratamiento fue necesario colocar las muestras encima de una estufa ya que el alcohol butílico terciario solidifica entre 23.5 y 26.5 C.
- 3. Se transfirió el material a una mezcla de butanol terciario puro y aceite de parafina (1:1) durante una hora. El aceite de parafina prepara al material para su posterior inclusión, ya que facilita la entrada de parafina.

- 4. Se sumergieron la muestras en parafina plastificada en la que se hicieron tres cambios: el primero de 1 hora, el segundo de 1 a 12 horas y el tercero de 30 minutos. Durante estos pasos se mantuvieron los especímenes en una estufa a 60 C.
- 5. Se construyeron los bloques con parafina plastificada y una vez fríos se tallaron y se cortaron. Se hicieron cortes longitudinales seriados (salvo algunos transversales) de 7 a 12 μ m, con un microtomo Jung Biocut 2035.
- 6. Las secciones se montaron en portaobjetos impregnados de adhesivo de HAUPT en formalina al 4% (JOHANSEN 1940) y se esperó 12 horas antes de desparafinar.
- 7. Las muestras se desparafinaron incluyéndolas en dos baños de xilol durante 10 minutos cada uno.
- 8. Se hidrataron los cortes pasándolos por una serie decreciente de etanol (100% 95% 85% 70% 50%) hasta terminar en agua destilada. Cada paso tuvo una duración de 10 a 15 minutos.
- 9. Para la tinción se utilizó hematoxilina de Harris y de Delafield y en algunos cortes también se usó safranina. La hematoxilina tiñe fundamentalmente la cromatina de azul, mientras que la safranina colorea las paredes secundarias de rosa, por lo que da un buen contraste con la hematoxilina.

En las muestras en las que se usó safranina (solución madre) y hematoxilina, las preparaciones se dejaron 1 ó 2 minutos en safranina y tras un lavado con agua, se pasaron a hematoxilina donde estuvieron un mínimo de 15 minutos. El resto de las preparaciones se pasaron directamente desde el agua destilada a la hematoxilina. La solución madre de safranina se preparó con 1 g de safranina disuelto en 100 ml de alcohol absoluto. La solución de trabajo consta de solución madre y agua destilada al 50%.

- 10. Los cortes se pasaron del colorante a un baño de agua acidulada con un poco de ácido clorhídrico, donde se mantuvieron hasta que perdieron el exceso de colorante, quedando las secciones sólo un poco rojizas.
- 11. Tras un lavado con agua, se pasaron a una cubeta con agua alcalinizada con un poco de hidróxido amónico, de donde se sacaron rápidamente en cuanto la hematoxilina viró a color azul.
- 12. A continuación se deshidrataron los cortes transfiriéndolos desde agua destilada a una serie creciente de alcoholes (50% 70% 85% 95% 100%) y terminando en xilol. El tiempo protocolario de permanencia en cada uno de estos pasos fue de 10-15 minutos. Sin embargo, en aquellas muestras en las que se observó pérdida de material, se redujo a 2-3 minutos. En estos pasos se van perdiendo los restos de colorantes quedando teñidas sólo las partes específicas.
- 13. Finalmente se montaron con DPX o euparal. El euparal resultó ser el mejor medio para el montaje, ya que resalta el color de la hematoxilina una vez hechas las preparaciones. A pesar de que este montaje es definitivo, para mayor seguridad se utilizó laca incolora de uñas para sellar.

Para conocer los momentos en los que se producen las mayores pérdidas de conos durante la maduración de las piñas, en la Sierra de Grazalema durante la primavera y el verano de 1991 y hasta el momento de la dispersión de los piñones, se realizaron censos cada 25-30 días en 115 árboles de los que se conocía su producción de conos florales (Capítulo 7) y que habían sido marcados durante la floración. En estos censos se contaron sólo los conos que aparentemente continuaban su desarrollo con normalidad y se anotaron los cambios que estos sufrían.

5.2. RESULTADOS

Los cambios que tienen lugar en los conos masculinos y femeninos quedan resumidos en la Tabla 5.1. Los resultados que se presentan hacen referencia a la floración de 1991. En 1992 se adelantó al menos 15 dias con respecto al año anterior por lo que las fechas en las que ocurrieron cada uno de los sucesos no son exactamente las mismas.

Conos femeninos	Fecha	Conos masculinos
Formación de las yemas	mediados de Julio	Formación de las yemas
Diferenciación de las yemas	final de Septiembre	Diferenciación de las yemas
Dormancia	Octubre-Febrero	Dormancia
Dormancia	final de Febrero	Elongación de los conos
Dormancia	final Febrero-principios Marzo	Microsporogénesis
Dormancia	mediados de Marzo	Separación de las tétradas
Elongación de los conos	mediados de Abril	Polen formado
Receptividad y Megagametogénesis	final Abril-principios Mayo	Liberación del polen
Gametofito en fase nuclear libre	princípios de Junio	-
Desarrollo de los arquegonios y fecundación	final de Junio	-
Proembrión	principios de Julio	-
Embrión maduro	mediados de Septiembre	-
Dispersión de las semillas	Octubre-Noviembre	-

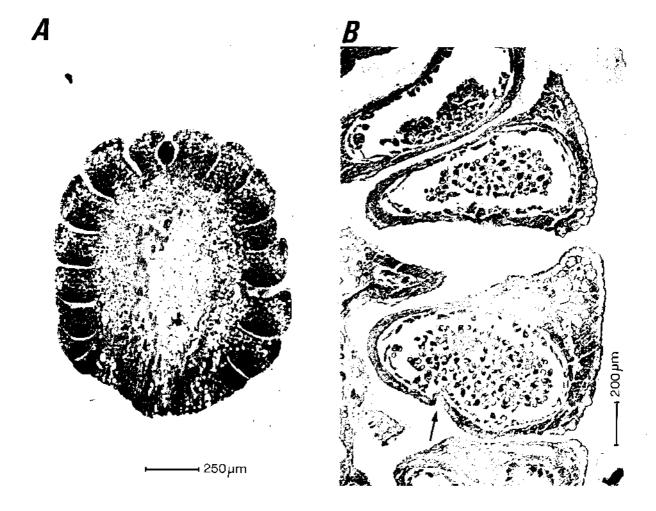
Tabla 5.1 :Ontogenia y fenología aproximada de los distintos estados de los conos masculinos y femeninos de Abies pinsapo, durante el periodo 1990/91.

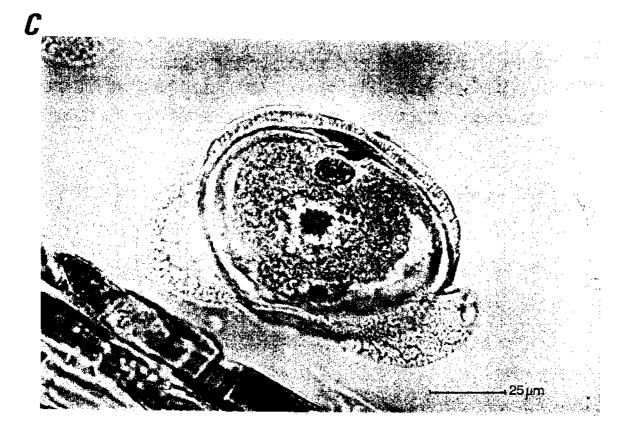
5.2.1. Desarrollo de los conos masculinos

A mediados de julio y tras el final del periodo de crecimiento vegetativo, se forman las nuevas ramas y en sus extremos se organizan generalmente 3 yemas que permanecerán envueltas en brácteas membranosas (pérulas) hasta la siguiente época de crecimiento. Si el árbol va a florecer el próximo año, se diferencian también las yemas florales. En el caso de las masculinas, se forman en la cara abaxial de las nuevas ramas, y salvo en su posición, son similares a las de crecimiento vegetativo.

A finales de septiembre las yemas están diferenciadas anatómicamente, y se puede observar claramente la organización de la futura inflorescencia. Como se aprecia en la Fig. 5.1 los estambres ya están diferenciados y en ellos se puede ver una zona que se tiñe más fuerte indicando un mayor acúmulo de cromatina, y que corresponde a las células madres del polen o arquesporio. Los conos permanecerán durmientes, envueltos por las pérulas membranosas y cubiertos de cera hasta febrero del año siguiente.

Figura 5.1: A- Corte longitudinal de un cono masculino recolectado a finales de septiembre, dentro de cada estambre la zona más oscura indica la situación del arquesporio. B- Corte longitudinal de un cono masculino completamente desarrollado; la flecha indica la zona por donde la epidermis está interrumpida para la liberación del poten. C- Corte longitudinal de un grano de poten en el primordio seminal en el que se observan de arriba a abajo las dos células protaliales, la célula pedicular, la célula espermatógena y la célula del tubo polínico. →



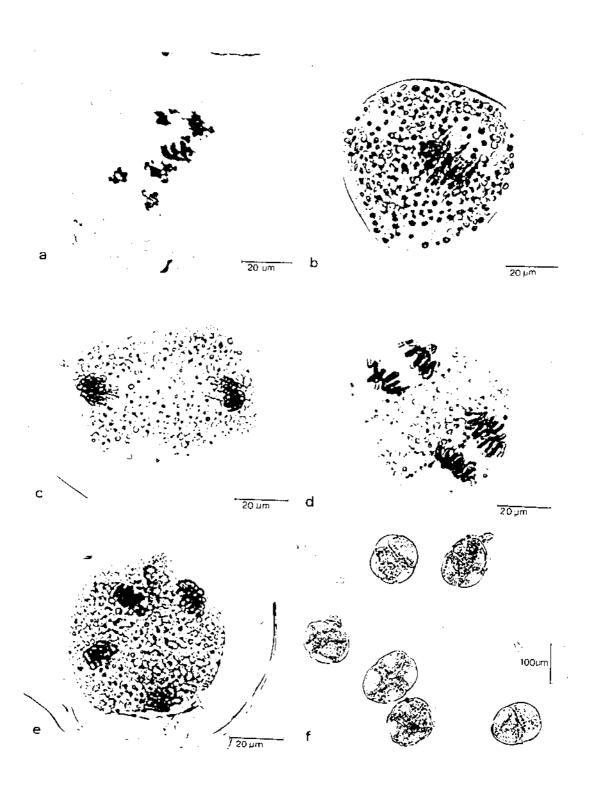


A finales de febrero comienza la elongación de los conos, los cuales van aumentando de tamaño hasta mediados de marzo. Miden unos 10 mm de longitud y 7 mm de anchura, son de color púrpura y sólo en algunos árboles son verdosos cuando están inmaduros. Es durante la elongación de los conos cuando se produce la microsporogénesis. La célula madre del grano de polen tiene un citoplasma denso con numerosas inclusiones citoplasmáticas muy refringentes. El proceso que concluye con la formación de los granos de polen se representa en la Fig 5.2. Como puede apreciarse la formación del polen es simultánea, produciéndose la citoquinesis cuando ha concluido la separación de los cuatro núcleos de la meiosis. Debido posiblemente al gran tamaño de los cromosomas, sólo en diacinesis se pueden observar las 12 configuraciones cromosómicas bivalentes.

Los granos de polen perfectamente conformados, se separan de sus respectivas tétradas a mediados de marzo. En la Fig. 5.1 B se presenta un corte longitudinal de los conos en este estadío. Los estambres constan de dos microsporangios ovoideos que están rodeados de varias capas de células tapetales binucleadas. La epidermis o capa mecánica es muy gruesa y está interrumpida en el punto medio de la cara abaxial del estambre, siendo ésta la zona más débil y por la cual se producirá la abertura.

El desarrollo del gametofito masculino se expone en la Fig. 5.3. La microspora (5.3 a) sufre dos divisiones mitóticas consecutivas, como resultado de las cuales se producen dos células protaliales, que degenerarán enseguida, y una célula anteridial (5.3 b y c). Esta se divide dando lugar a la célula del tubo y a la célula generativa (5.3 d), la cual

Figura 5.2: Fases de la meiosis de la célula madre del grano de polen (CMP). A. CMP en un estado intermedio entre diacinesis y metafase I. B. CMP en metafase I. C. CMP en una fase intermedia entre anafase y telofase I. D. CMP durante la anafase II. E. Telofase II de la CMP. F. Tétradas de polen. →



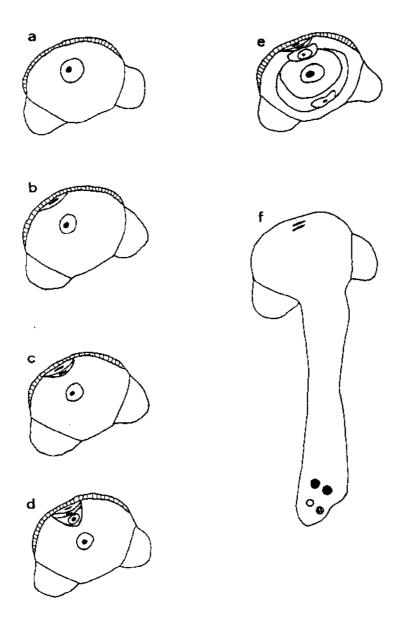


Figura 5.3: Desarrollo del gametofito masculino, a.Grano de polen unicelular, b y c: primera y segunda división de la androspora para dar lugar a la primera y segunda células pedicelares y a la célula anteridial, d: división de la célula anteridial resultando la célula generativa y la del tubo, e: división de la célula generativa para dar lugar a la célula pedicelar y espermatógena. En este estadío se dispersa el polen, f: formación del tubo polínico. La célula espermatógena da lugar a los núcleos espermáticos.

volverá a dividirse para producir una célula pedicular y la espermatógena (5.3 e). En este estado se dispersa el polen de pinsapo (Fig. 5.1 C) conteniendo dos células protaliales aplanadas que sólo son distinguibles por sus núcleos, una célula pedicular con un núcleo redondeado, una gran célula espermatógena esférica con un denso citoplasma y una célula del tubo polínico de forma cóncavo-convexa, cuyo núcleo se encuentra a veces en posición lateral. En el momento de la fecundación la célula espermatógena se dividirá para producir las dos células espermáticas.

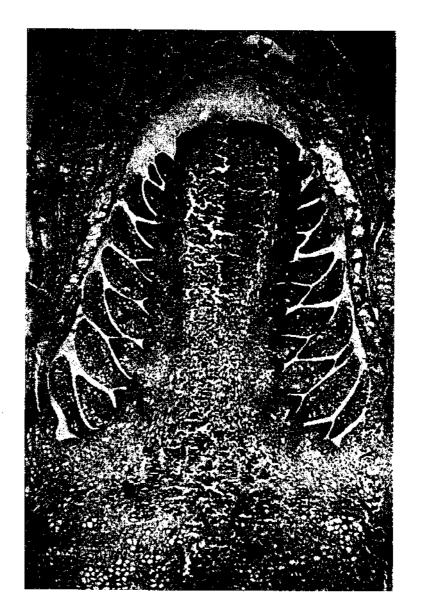
Entre finales de abril y mediados de mayo se produce la dispersión del polen. Los granos son analeptomados, heteropolares, con dos sacos aeríferos o flotadores y de tamaño muy grande (> $100 \mu m$).

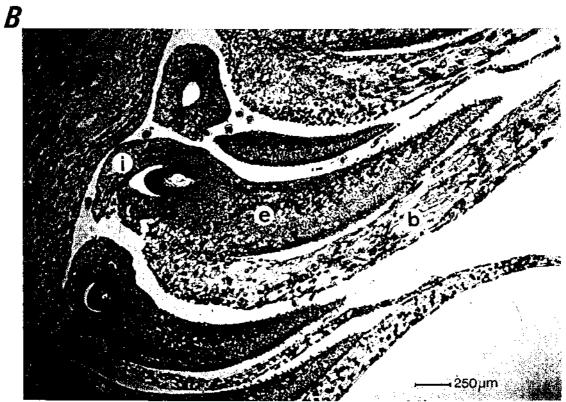
5.2.2. Desarrollo de los conos femeninos

Las yemas de los conos femeninos, al igual que las masculinas, se forman a mediados de julio, al final del periodo de crecimiento vegetativo; son más grandes que las demás y se forman en la cara adaxial de las nuevas ramas en la zona superior del árbol (Tabla 5.1).

A finales de septiembre ya están claramente diferenciadas y en un corte longitudinal pueden observarse los primordios de las brácteas seminíferas y tectrices dispuestas helicoidalmente alrededor del eje central y envueltas por numerosas pérulas serosas (Fig. 5.4 A). Desde este momento las yemas entrarán en un estado de dormancia en el que pasarán todo el otoño y el invierno.

Figura 5.4: A- Corte longitudinal de un cono femenino a finales de septiembre, en el cual pueden observarse los primordios de las brácteas tectrices y seminíferas. B- corte longitudinal de un cono femenino durante la floración. e, escama seminífera. b, bráctea tectriz. i, integumentos. →



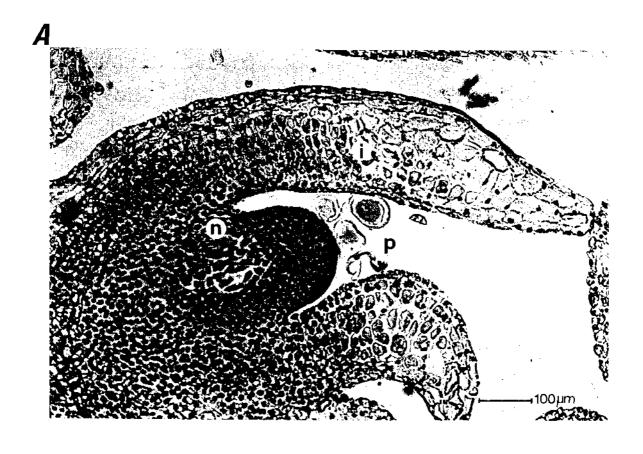


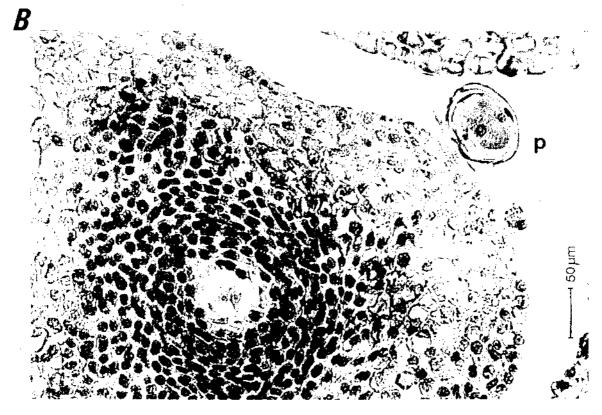
Los conos terminan su la dormancia hacia mediados de abril y comienzan a elongarse. Miden unos 16 mm de longitud y 6.7 mm de anchura. Son verdosos, erectos y una vez terminado su crecimiento a finales de abril, se produce en ellos una separación entre las escamas para facilitar la entrada del polen. Esta apertura de las brácteas tectrices es la señal más visible de su receptividad.

En las Figs. 5.4 B y 5.5 A se muestran dos imágenes de cortes de los conos femeninos durante la fase receptiva. Los primordios seminales estan compuestos de un único integumento que está fusionado a la nucela por su parte inferior, quedando libre la zona micropilar. La macrosporogénesis se está empezando a producir en el centro de la nucela y en su superficie hay granos de polen. No existe ningún tipo de cámara polínica, los granos se quedan en el canal micropilar pudiendo entrar en contacto con la nucela.

A principios de mayo tiene lugar la macrosporogénesis. En la zona central de la nucela se sitúa una única célula con un gran núcleo nucleolado (la célula madre de la megaspora), que tras la primera división de la meiosis da lugar a dos células (Fig. 5.5 B), cada una de las cuales volverá a dividirse para completar la meiosis. Sólo la célula chalazal continuará su desarrollo, degenerando las demás. Tras la polinización las brácteas ovulíferas comienzan a desarrollarse rápidamente (dejando incluídas a las tectrices), y se unen unas con otras quedando el cono completamente cerrado, las primeras en hacerlo son las del ápice. A partir de este momento sólo las brácteas ovulíferas seguirán creciendo. En la Fig. 5.6 se muestra la variación en tamaño de las brácteas tectrices y

Figura 5.5: A- Corte longitudinal de un primordio seminal durante la fase receptiva. i, integumentos. n, nucela. p, granos de polen. B- Corte transversal de un primordio seminal durante la fase receptiva en el que se puede observar en el interior de la nucela el resultado de la primera división de la macrosporogénesis y en la zona micropilar un grano de polen con cinco núcleos. →





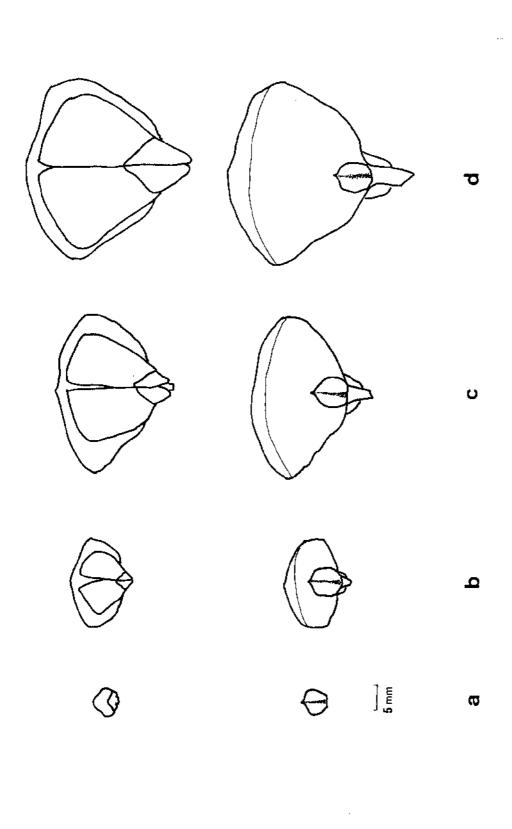


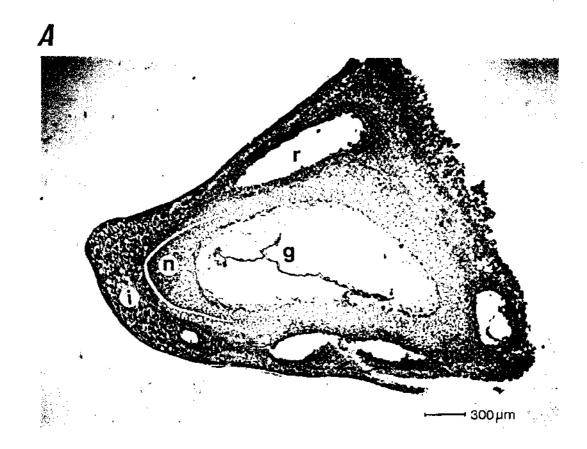
Figura 5.6: Variación del tamaño de la bráctea tectriz y seminífera durante el desarrollo del cono femenino. Amba visión adaxial. Abajo visión abaxial, a: 7 de mayo (polinización). b: 4 de junio. c: 25 de junio (fecundación). d: 9 de agosto.

ovulíferas a lo largo del desarrollo del cono. Como puede observarse, cuando el cono está en fase receptiva (5.6 a), la bráctea seminífera es minúscula y se encuentra en la base de la tectriz. Durante esta fase los primordios seminales no son más que unas protuberancias que se pueden apreciar en la parte inferior de la escama seminífera.

La formación del gametofito femenino se produce a principios de junio. Los conos están ya bastante desarrollados, midiendo unos 67 mm de longitud y unos 22 mm de anchura. En los integumentos de los primordios seminales se forman cavidades resiníferas y comienza a desarrolllarse el gametofito (Fig. 5.7 A). En su primera fase, se producen numerosas divisiones nucleares sincrónicas, aumentando el número de nucleos sin tabicación entre ellos. El gametofito plurinucleado está envuelto por la pared de la megaspora y rodeado por un tejido esponjoso que parece degenerar al final de esta fase. Sigue creciendo a expensas de la nucela hasta finales de junio, momento en el que ha adquirido un tamaño considerable y comienza la fase celular con la formación de los arquegonios.

En el pinsapo se forman generalmente dos arquegonios por gametofito, siendo raro el encontrar uno o tres. Estos arquegonios están rodeados por tejido formado por grandes núcleos en los que se pueden apreciar los nucleolos y están separados entre sí por tejido pluricelular. Son fusiformes y se componen de una gran célula central, la ovocélula, una célula del canal del vientre y cuatro o cinco tiras de células del canal del cuello con tres o cuatro células cada una.

Figura 5.7: A- Corte longitudinal de un primordio seminal a principios de junio. r, canales resiníferos. g, gametofito. n, nucela. B- Corte longitudinal de un primordio seminal. n, nucela. g, gametofito. a, ovocélula. →





En la Fig. 5.7 B se puede observar un gametofito femenino con dos arquegonios en la nucela, el superior, con el núcleo de la ovocélula bien visible, está sin fecundar, lo que se evidencia por tener el citoplasma sin granulaciones ni vacuolas. En este momento del desarrollo son aptos para ser fecundados.

5.2.3. Fecundación

La fecundación se produce a finales de junio, casi dos meses después de la polinización. El grano de polen, que hasta el momento había permanecido en la zona micropilar, germina y desarrolla un tubo polínico que atraviesa el tejido nucelar hasta llegar a los arquegonios. Pasa entre las células del canal del cuello, y a través de la célula del canal del vientre, que se descompone. Allí descarga sus células espermáticas junto con la célula pedicular y el núcleo del tubo. Mientras que la célula pedicular y el núcleo vegetativo degeneran enseguida, uno de los núcleos espermáticos se fusiona con la ovocélula y la fecunda, mientras que el otro se sitúa en la parte inferior del arquegonio.

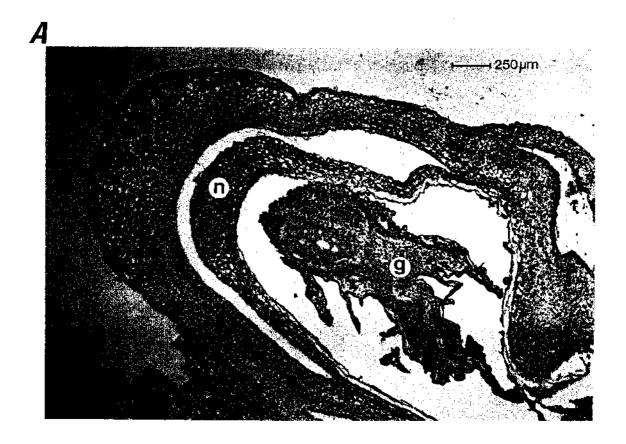
En las Fig. 5.8 A y B se muestran dos cortes de los gametofitos femeninos a finales de junio. Como se puede observar, los arquegonios fecundados se caracterizan por tener el citoplasma denso, con gran cantidad de granulaciones y vacuolas. En el interior de uno de los arquegonios pueden apreciarse los dos núcleos espermáticos (Fig. 5.9 A), uno de ellos, que es el que fecunda a la ovocélula, es de mayor tamaño que el otro. En el momento de la fecundación los conos femeninos tienen

Figura 5.8: A- Corte longitudinal de un gametofito femenino a finales de junio. La flecha indica la localización de las células del canal del cuello. g, gametofito. a, ovocélula fecundada con el citoplasma repleto de vacuolas. B- Visión general del corte del primordio seminal. n, nucela. g, gametofito., a, ovocélula fecundada . →





Figura 5.9: A- Corte longitudinal de un primordio seminal durante la fecundación del arquegonio. Las flechas indica la posición de los núcleos espermáticos. B- Corte transversal del embrión a primeros de septiembre. c, cotiledones. g, restos del gametofito. →





un tamaño considerable, midiendo unos 97 mm de longitud y unos 30 mm de anchura.

A principios de julio se está empezando a formar el embrión y las piñas tienen ya su tamaño definitivo. En la Fig. 5.10 se muestra el cambio en el tamaño de los conos a lo largo de su maduración. Como puede apreciarse, el crecimiento de las piñas sigue una curva sigmoidal, siendo contínuo durante todo el desarrollo hasta estabilizarse en el mes de julio. A partir de este mes y hasta el momento de la dispersión (en octubre y noviembre), las piñas casi no aumentan más de tamaño.

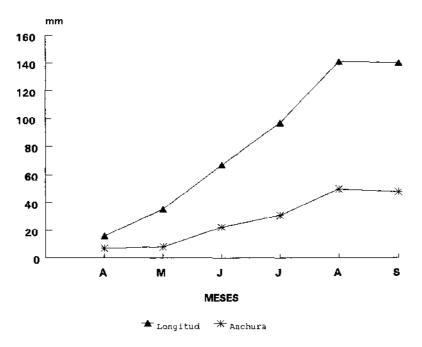


Figura 5.10: Variación de la longitud y anchura de los conos femeninos a lo largo de su maduración. Todos los conos proceden del mismo árbol.

Coincidiendo con el desarrollo del embrión a principios de julio, comienza de nuevo el crecimiento vegetativo del árbol, por lo que a finales de este mes es posible encontrar en las mismas ramas, piñas casi maduras junto con yemas florales y vegetativas (Fig. 5.11 A). De esta forma, a la vez que está terminando un ciclo reproductivo está comenzando el siguiente.

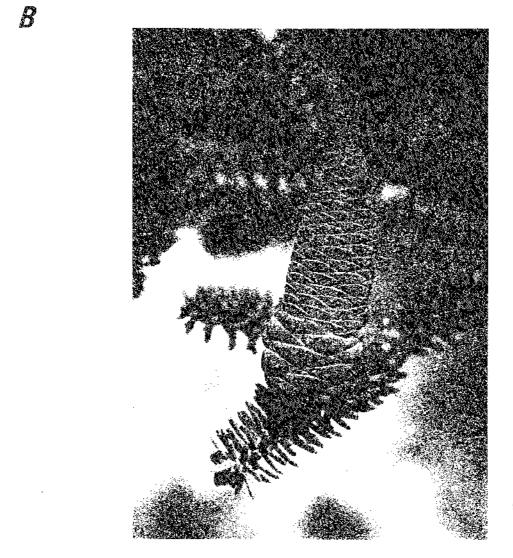
A primeros de septiembre el embrión está maduro y tiene los cotiledones totalmente formados (Fig. 5.9 B). La mayoría de los embriones tienen siete cotiledones y están rodeados por los restos del gametofito femenino, que está compuesto por células muy densas con gran cantidad de gránulos, posiblemente de naturaleza lipoproteica. Durante el desarrollo del embrión los integumentos se han ido diferenciando para dar lugar a la testa de la semilla, en la que se encuentran numerosas cavidades, llenas de resina, que recubren al piñón casi por toda su superficie. En apariencia las semillas están totalmente maduras y listas para su dispersión, sin embargo ésta no se realiza hasta 6 u 8 semanas más tarde, entre octubre y noviembre, completándose así el ciclo reproductor femenino.

5.2.4. Pérdidas de conos durante el desarrollo

El porcentaje medio de conos que continúa su desarrollo a lo largo del periodo de fructificación se muestra en la Fig. 5.12. Como puede observarse, casi el total de las pérdidas de conos femeninos se producen durante la floración. Estas pérdidas resultan del aborto de los primerdios seminales antes de la polinización, durante la megagametogénesis. Los

Figura 5.11: A- Rama de pinsapo a principios de julio en la que se pueden observar las piñas ya maduras junto con los restos de los conos florales que no comenzaron el desarrollo. La flecha indica la localización de las yemas florales femeninas del ciclo siguiente. B- Apariencia de un cono femenino abortado. →







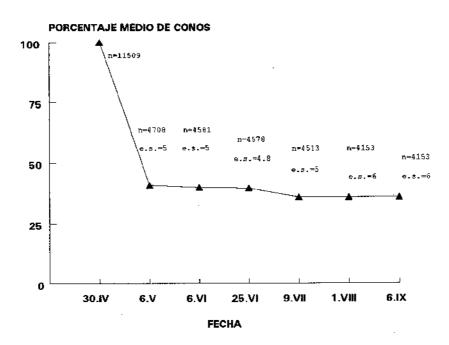


Figura 5.12:Porcentaje medio de conos que continúan su desarrollo hasta completario de los pinsapos de la Sierra de Grazalema durante 1991. n, tamaño de la muestra. e.s., error stándard.

conos florales abortados son de color marrón oscuro y muchos de ellos tiene el eje curvado (Fig. 5.11 A), señal que se advierte incluso antes de que comiencen a abortar. Entre finales de junio y principios de julio se produce otra pérdida de conos pero prácticamente es insignificante en comparación con la primera (Fig. 5.11 B). Los conos abortados permanecen en las ramas superiores de los árboles durante todo el desarrollo de las piñas (e incluso de un ciclo a otro) pudiendo ser observados junto a éstas. El porcentaje de fructificación final se deberá pues fundamentalmente a aquellos conos florales que inician el proceso de fructificación, ya que una vez comenzado éste las pérdidas posteriores resultan insignificantes.

5.3. DISCUSIÓN

Abies pinsapo tiene un ciclo reproductivo de un año, similar al de otros Abies (EIS, 1970, SINGH & OWENS, 1981 y 1982, HUTCHINSON, 1915, MIYAKE, 1903, POWELL, 1970, OWENS & MOLDER, 1977b). En esta especie los conos masculinos y femeninos se diferencian en verano y otoño, pasan un periodo de dormancia invernal y comienzan a desarrollarse en la primavera del siguiente año. Se produce la polinización en primavera y dos meses más tarde la fecundación; las semillas se terminan de desarrollar en el verano y se dispersan en el otoño (Tabla 5.1).

El tiempo en que cada uno de estos sucesos ocurre es algo variable entre las especies, seguramente como consecuencia de los diferentes hábitats y situaciones climáticas en los que se desarrollan. Sin embargo la tendencia general es extremadamente parecida. En la Tabla 5.2 se resumen algunos ciclos reproductivos de otros abetos junto con el del pinsapo. Como puede observarse, a pesar de ser árboles que están viviendo en zonas de situación muy diferente (Canadá y España), los sucesos ocurren más o menos en las mismas fechas.

En otras especies como A. lasiocarpa, A. grandis (EIS, 1970), y A. balsamea (OWENS & MOLDER, 1977a) las yemas florales y vegetativas se forman cada año. En un principio están indiferenciadas y pueden cambiar su función dependiendo de factores externos. Esta reversibilidad sólo puede ocurrir en los estados que preceden a la diferenciación de las yemas. En A. pinsapo las yemas se forman a

Estado	٦	∢	S	0	z	Q	ш	Ŧ	¥	∢	Σ	_	_	∢	ဟ	0	z
Formación de yemas	₹ &																
Diferenciación de yemas			AP A	•													
Microsporogénesis	esis							AP AG	AB AL								
Polinización										AP AC	AP AL AB AG AA						
Macrosporogénesis	nesis								٩	AG AP AL	AB						
Garnetofito en fase nuclear libre	pre										AG AL	₽					
Desarrollo de los arquegonios	SO											AB AG AL AP	ه _ق				
Fecundación												AB A	AB AG AL AP				
Proembrión												∢	AG AP	A8			
Embrión maduro	2													¥	AG AL AP		
Dispersión de semillas	semill	as										:			AB.	A 6 4	

Tabla 5.2: Desarrollo de las estructuras reproductoras de distintas especies de *Abies.* AP: A. pinsapo, S de España. AA: A. amabilis, W de Canadá (OWENS & MOLDER, 1977). AB: A. balsamea, W de Canadá (POWELL, 1970). AG: A. grandis, W de Canadá (SINGH & OWENS, 1982). AL: A. lasiocarpa, W de Canadá (SINGH & OWENS, 1981).

mediados de julio y en septiembre ya se pueden distinguir anatómicamente, por lo que a partir de este momento su funcióπ no puede ser alterada.

Tras la dormancia de las yemas florales masculinas se produce la microsporogénesis, siendo éste un fenómeno de postdormancia que parece ser habitual en el género Abies. En otras Pinaceae, como Larix, Tsuga y Pseudotsuga, el microsporangio pasa el otoño e invierno en la fase de paquitene o diplotene (OWENS & MOLDER, 1971), por lo que la meiosis comienza antes de entrar en la fase de latencia.

Una vez finalizado el periodo de dormancia se producen los granos de polen y aproximadamente dos meses más tarde se liberan. El polen de A. pinsapo se dispersa en estado pentacelular, hecho éste que parece ser frecuente dentro del género Abies (SINGH & OWENS, 1981 y 1982, OWENS & MOLDER, 1977b, HUTCHINSON, 1914 y 1915). Sin embargo HUTCHINSON (1914) encontró en A. balsamea que un 10 % de los granos liberados estaban formados por 6 células, como resultado de la división de la célula generativa en las 2 espermáticas, aunque considera que este hecho es una anormalidad. La dispersión del polen en estado pentacelular parece ser un hecho general, incluso para otras coníferas como Larix leptolepis (SAID & al., 1991), Larix occidentalis (OWENS & MOLDER, 1979), Tsuga heterophylla (COLANGELI & OWENS, 1991) o Tsuga mertensiana (OWENS & MOLDER, 1975), aunque también hay otras como Pinus contorta cuyo polen se libera en estado tetracelular (OWENS & al., 1981).

El mecanismo de polinización es similar al de otras especies del género en cuanto a la recepción del polen en el micrópilo y la ausencia de gota polinizante (SINGH & OWENS, 1981). Sin embargo hay diferencias en algunos detalles. Por ejemplo el polen de A. grandis, como en otras muchas especies, aterriza en el canal micropilar y se queda encerrado en una especie de vestíbulo creado por el integumento, a corta distancia de la nucela (SINGH & OWENS, 1982). Otras especies como A. lasiocarpa (SINGH & OWENS, 1981) y A. balsamea (POWELL, 1970) forman una cámara polínica, que no es más que una depresión de la nucela en la zona micropilar creada por la degeneración de sus células (SINGH & OWENS, 1981). En A. pinsapo, el polen aterriza en el canal micropilar y a veces directamente sobre la nucela, sin que exista ningún tipo de estructura de recogida. Esta variedad de estructuras de captación del polen no es exclusivo del género, aparece también en otras coníferas. Así en Larix leptolepis se forma una cavidad en los tegumentos (DOYLE, 1916), y en Picea engelmannii se desarrolla una cámara polínica (OWENS & al., 1987). El caso más extraño ocurre en el género Araucaria, donde el polen se deposita sobre la escama ovulífera y tectriz y germina en ellas atravesándolas hasta llegar a la zona micropilar del primordio seminal (HAINES & al., 1984).

En el momento de la polinización las escamas se hacen patentes, facilitando la entrada del polen, y no se observa ninguna señal de gota polinizante. Según DOYLE (1945) en *Pinaceae* aparecen dos líneas fundamentales de mecanismos de polinización, cada una de las cuales proviene de lineas antiguas en las que el fluído interviene en la trasferencia de los granos de polen a la nucela. Este hecho lo presentan algunos

géneros como Pinus y Picea, que forman parte de una de las líneas; la otra, está representada entre otros, por Abies y Araucaria, y se caracteriza por la ausencia de gota polinizante. Con este tipo de polinización "seca" se encuentran en la bibliografía numerosos ejemplos (HAINES & al., 1984, SINGH & OWENS, 1982, POWELL, 1970, POWELL & TOSH, 1991). En otros como en los casos de Larix leptolepis (SAID & al., 1991), Pinus contorta (OWENS & al., 1981) o Picea engelmannii (OWENS & al., 1987) se ha descrito la secreción de pequeñas gotitas al canal micropilar, posiblemente exudadas por la nucela y cuya función podría ser la de fijar el grano de polen o provocar su germinación. Estas secreciones preceden a la de la gota polinizante en varias semanas. SINGH & OWENS (1982), trabajando con material fresco de Abies grandis, encontraron pequeñas gotitas en el canal micropilar exudadas por la nucela, sin embargo esta secreción no precedió a la gota polinizante. En Abies pinsapo no hemos observado ninguna secreción acuosa, a pesar de haber puesto especial interés en este fenómeno en los momentos de receptividad de los conos. Algunos autores (HAINES & al., 1984) consideran como una ventaja significativa la ausencia de gota polinizante, ya que los primordios pueden captar polen incluso después de su período de receptividad. Sin embargo el polen entra en los conos durante todo el tiempo que sus escamas permanecen abiertas independientemente de que presenten o no gota polinizante.

Simultáneamente a la polinización se produce la macrosporogénesis. No hemos podido observar el resultado de la última división de la meiosis, posiblemente y como ha sido indicado por JOHANSEN (1940) debido a la rapidez con que sucede este hecho. SINGH & OWENS (1981) y 1982) en A. lasiocarpa y A. grandis, OWENS & MOLDER (1977b) en A. amabilis y DOGRA (1966) en A. pindrow, encontraron que la célula madre de la megaspora da lugar a una tríada con una célula central binucleada. Este mismo hecho ha podido ser observado en otras coníferas como Tsuga (OWENS & MOLDER, 1975). La tríada podría formarse como resultado de la ausencia de la citoquinesis tras la telofase I y la formación de sólo dos paredes transversales en la telofase II. EMIG (1935), trabajando con Pinus encontró también la formación de una tríada como resultado de la macrosporogénesis, pero las tres células presentaron un único núcleo. Esto fue debido a que tras la primera división de la meiosis, una de las células resultantes tuvo un tamaño muy pequeño y no se volvió a dividir, y como consecuencia sólo se produjeron tres células.

Otro hecho generalizado en las coníferas es el largo período que transcurre entre la polinización y la germinación del polen. Este espacio de tiempo podría afectar adversamente a la viabilidad potencial del polen y con ello a la producción de semillas, ya que se encuentran durante un periodo variable (4 semanas en Abies grandis, de 4-6 en A. amabilis, de 7-8 en A. nordmanniana y A. pinsapo) expuestos a la constante humedad interior del cono así como a cualquier evento externo.

Tras la polinización se produce el desarrollo del gametofito y la formación de los arquegonios. Según JOHANSEN (1940), existen dos tipos generales de unión de los arquegonios y el número de ellos que se forman está directamente relacionado con el tipo. En uno de los tipos los arquegonios están separados por tejido celular gametofítico, mientras que en el otro se encuentran en contacto. En el primero el número de arquegonios que se forman es pequeño, de 1 a 6 (es el caso del género

Abies y Pinus), el segundo tiene un alto número de arquegonios que va desde 6 a 600. En A. pinsapo se forman de uno a tres arquegonios, aunque lo normal es que se produzcan dos. Este número parece que es frecuente en el género. Así, MIYAKE (1903) encontró que en A. balsamea se podían formar de uno a cuatro (generalmente dos) y en A. lasiocarpa y A. grandis SINGH & OWENS (1981 y 1982) encontraron gametofitos con dos o tres arquegonios.

Cuando se produce la fecundación una de las células espermáticas fecunda a la ovocélula mientras que la otra se situa en la parte inferior del arquegonio y poco después degenerará. Este hecho se ha observado en otras especies, por ejemplo en A. lasiocarpa (SINGH & OWENS, 1981), donde el segundo gameto masculino permanece en el arquegonio hasta la segunda división del proembrión, o en Pseudotsuga (ALLEN, 1946) donde puede encontrarse cerrando el cuello del arquegonio o en cualquier otro punto del citoplasma de la ovocélula. Sin embargo algunos autores (HUTCHINSON, 1915) hablan de fenómenos de fecundación doble en Abies, que se producen cuando el segundo núcleo espermático se fusiona con la célula del canal del vientre, cuyo núcleo es similar al de la ovocélula y sufre algunas divisiones antes de degenerar. Situaciones parecidas pueden encontrarse en la bibliografía de otros géneros de coníferas.

DOGRA (1966) estudiando A. pindrow y MIYAKE (1903) y HUTCHINSON (1915) en A. balsamea, encontraron que las células del canal del cuello degeneraban antes de la fecundación formando un pasaje de entrada para el tubo polínico. En A. pinsapo se puede observar que los arquegonios fecundados presentan aún las células del canal del cuello, por

lo que el tubo polínico crece entre células vivas. Esto ha sido también observado por SINGH & OWENS (1981) en A. lasiocarpa.

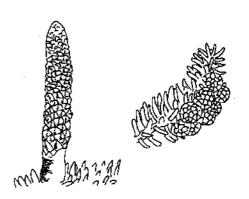
La embriogénesis en el género Abies está ampliamente ilustrada (BUCHHOLZ, 1942; SINGH & OWENS, 1981 y 1982; HUTCHINSON, 1924; MIYAKE, 1903; OWENS & MOLDER, 1977b) y se asemeja mucho a la de otras coníferas (SPORNE, 1965; ALLEN, 1946; GATES & GREENWOOD, 1991; OWENS & al., 1991). Tras la fecundación se forma un zigoto que sufre dos divisiones nucleares libres al tiempo que se desplaza desde la zona central del gametofito hasta la basal. Las siguientes divisiones dan lugar a dos filas de 4 células cada una, que se vuelven a dividir para producir 4 filas, que desde abajo hacia arriba son tradicionalmente llamadas, la embrional, la suspensora, la roseta y la superior. Las células de la fila suspensora se alargan y empujan a las células embrionales hacia abajo, creando una cavidad de corrosión. Las células embrionales se dividen longitudinal, transversal y oblícuamente para dar lugar a la masa embrional. Todos estos sucesos ocurren muy rápidamente.

La póliembrionía simple, resultado de la fecundación y desarrollo de más de un arquegonio, es frecuente en el género Abies. Otro tipo de embrionía, la de segmentación, ocurre ocasionalmente cuando el embrión durante su desarrollo sufre fragmentaciones, las cuales originarán varios embriones que competirán entre ellos. Según HUTCHINSON (1924) se produce hasta en un 10% de los casos, aunque otros autores como OWENS & MOLDER (1977b) piensan que este fenómeno es aún más frecuente. Ambos tipos de poliembrionía pueden jugar un papel muy importante por la posibilidad de seleccionar embriones. Según

SORENSEN (1982) la poliembrionía simple puede seleccionar aquellos embriones resultantes de alogamia y que posiblemente son más vigorosos. De esta forma se disminuye el efecto de la depresión por autocruzamiento en coníferas. También la poliembrionía de fragmentación tiene la posibilidad de seleccionar embriones, aunque éstos sean genéticamente idénticos, ya que en este caso pueden amortiguar los daños que el medio causa sobre alguno de ellos.

El embrión de *Abies pinsapo*, que presenta generalmente un alto número de cotiledones (de 5 a 11, generalmente 7), termina de madurar en verano, tal y como ocurre en *Abies lasiocarpa* y *A. grandis* (SINGH & OWENS, 1981 y 1982) y la dispersión se produce en otoño. Otros abetos dispersan sus piñones en fechas parecidas, y así *A. amabilis* (OWENS & MOLDER, 1977b) lo hace también en otoño, mientras que otras especies como *A. balsamea* (POWELL, 1970), lo hacen un poco antes, a finales de agosto.

6. DESCRIPCIÓN DE LAS INFLORESCENCIAS



6.1. MATERIAL Y MÉTODOS

En el momento de la floración en la Sierra de Grazalema, recolectamos inflorescencias masculinas y femeninas de distintos árboles y se fijaron en Carnoy (alcohol 70%: ácido acético, 3:1). Sobre estos conos realizamos las siguientes estimas:

El número de estambres por cono masculino se estimó tomando una muestra al azar de 32 inflorescencias de diferentes árboles, éstas se pusieron bajo la lupa y se contaron todos los estambres de cada una, separándolos con una lanceta.

Tras un tanteo en el que se observó que el número de granos de polen por estambre oscilaba entre 1000 y 2000, se decidió contar la totalidad de los granos contenidos en 30 estambres. Para ello los estambres totalmente cerrados se aplastaron y extendieron sobre portaobjetos rayados y se observaron al microscopio óptico (x 40), haciendo el conteo de granos con ayuda de un contador manual. Posteriormente se multiplicó el número de granos de polen por el número de estambres por cono masculino, obteniendo así una estima de la cantidad total de polen por inflorescencia.

El número de escamas ovulíferas por cono femenino se obtuvo colocando una muestra de 13 conos bajo la lupa, diseccionándolas con la ayuda de un bisturí y contando el número total de escamas tectrices (que es igual al de ovulíferas). Este número se multiplicó por dos para sacar el número de primordios seminales por inflorescencia femenina, eliminando las escamas de la base y del ápice del cono que son estériles.

Para tener una idea del tamaño de las inflorescencias, todos los conos utilizados para la estimación de los datos antes citados, se midieron en longitud y anchura máxima con la ayuda de un pie de rey (precisión 0.1 mm). En los conos femeninos se midió además el tamaño de las brácteas tectrices y seminíferas.

En el campo se hicieron observaciones de la disposición de las inflorescencias masculinas y femeninas en las ramas floridas y de éstas dentro del árbol.

6.2. RESULTADOS

6.1.1. Distribución de las inflorescencias.

Los conos femeninos se sitúan siempre en las ramas superiores del árbol, llegando a ocupar hasta unos 5 m de la parte más alta de la copa, aunque normalmente esta porción es mucho más pequeña. En cambio, los conos masculinos suelen aparecer en las ramas más bajas o llegar como máximo hasta unos dos metros del final de la copa.

Aunque generalmente los conos de distinto sexo estan en ramas diferentes, en algunos árboles se ha observado una franja de copa en la que se solapan inflorescencias femeninas y masculinas en las mismas ramas o en ramas muy próximas. Cuando ésto ocurre, dicha franja se sitúa entre los tres y cinco metros a partir del ápice del árbol.

6.1.2. Descripción

Tanto los primordios seminales como los estambres se disponen en estructuras unisexuales estrobiliformes, cuyas características se resumen en la Tabla 6.1.

En su fase receptiva los conos femeninos miden entre 9 y 22 mm de longitud ($\bar{x} = 16 \pm 1$, n = 13) y entre 6 y 8 mm de anchura ($\bar{x} = 6.7 \pm 0$, n = 13); son verdosos, erectos y aislados y se forman en la cara adaxial de las ramas más altas del árbol (Fig. 6.1). Se componen de un eje central en el que se insertan de forma helicoidal unas escamas

estériles, las brácteas tectrices (Fig. 6.2 b y c). En la base de su cara adaxial se dispone una escama más pequeña y fértil, la bráctea ovulífera, que lleva en su parte inferior dos primordios seminales que se abren hacia el eje de la inflorescencia.

Variable	x <u>+</u> e,s.	Min-Max	n	N
Nº de brácteas/cono femenino(1)	169 <u>+</u> 10.1	112-240	13	_(2)
Nº de p. seminales/cono femenino	338 <u>+</u> 21.1	224-440	13	_(2)
Nº de estambres/cono masculino	88 + 3.9	57-167	32	5
Nº granos de polen ⁽³⁾ /estambre	1.7 <u>+</u> 0.06	1.1-2.1	30	5
Nº granos de polen ⁽³⁾ /cono masculino	148	60-352	30	5

⁽¹⁾ brácteas seminíferas fértiles

Tabla 6.1: Características cuantitativas de los conos masculinos y femeninos de *Abies pinsapo*, n es el tamaño de muestra y N es el número de árboles de la que procede, e.s. error stándard.

Cada cono femenino presenta entre 112 y 240 brácteas tectrices ($\bar{x} = 169$, n = 13) y hay dos primordios seminales por cada bráctea ovulífera, por lo que el número de primordios por cono oscila entre 224 y 480 (Tabla 6.1).

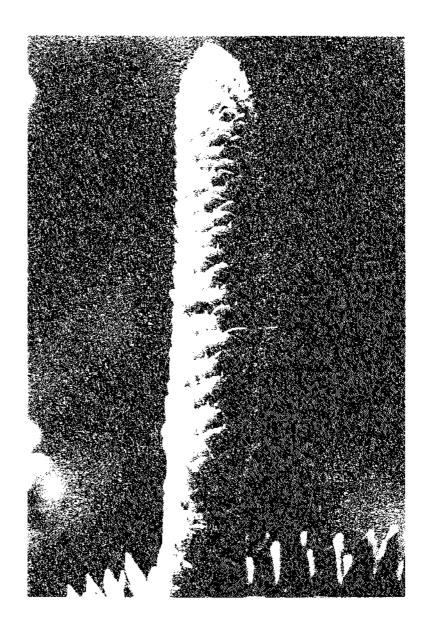
En el momento de la floración la bráctea tectriz mide entre 2.8 y 5.4 mm de longitud ($_{\rm X}^-=4.5$, n = 30) y de 2.5 a 4 mm de anchura ($_{\rm X}^-=3.2$, n = 30) y aumentará poco de tamaño durante el crecimiento de la piña. La ovulífera es casi circular y mide de 1.3 a 1.8 mm de longitud ($_{\rm X}^-=1.5$, n = 30) y de 1.4 a 2 mm de anchura ($_{\rm X}^-=1.7$, n = 30) y

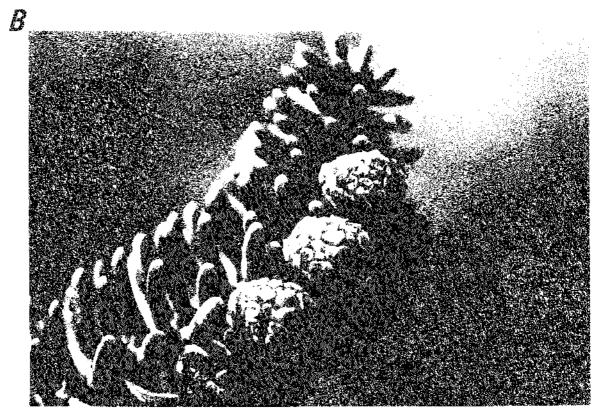
⁽²⁾ muestra procedente de un número indeterminado de árboles.

⁽³⁾ en miles

Figura 6.1: A- Aspecto de una inflorescencia femenina durante la fase receptiva. B- Aspecto de los conos masculinos durante la floración. →







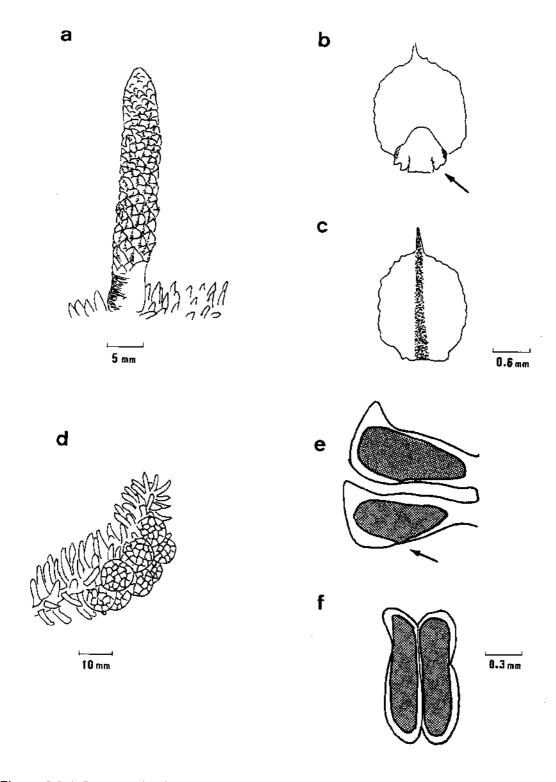


Figura 6.2: Inflorescencias femeninas y masculinas de *Abies pinsapo*, a: aspecto general de una inflorescencia femenina, b: visión adaxial de una bráctea tectriz con la escama seminífera en su base. Las flechas indican la posición de los primordios seminates, c: visión abaxial de la bráctea tectriz, d: aspecto general de un grupo de inflorescencias masculinas, e: corte longitudinal de dos estambres. Las flechas indican el lugar de la apertura, f: corte transversal de un estambre donde se pueden apreciar los dos sacos polínicos.

podrá aumentar hasta 13 veces su tamaño en caso de que la inflorescencia complete su desarrollo.

Los conos masculinos miden entre 7.5 y 16 mm de longitud $(x = 10.7 \pm 0, n = 30)$ y entre 6.4 y 8.4 mm de anchura $(x = 7 \pm 0, n = 30)$. Son de color púrpura y se sitúan en la cara abaxial de las ramas inferiores del árbol formando grupos de 4 a 20 conos (Fig. 6.1 B).

Los estambres se insertan helicoidalmente en el eje y cada uno de ellos tiene dos sacos polínicos que se abren transversalmente (Fig. 6.2 e y f). En la muestra estudiada el número de estambres por cono varió entre 57 y 167 (x = 88, n = 30) (Fig. 6.3). Como se aprecia en la Fig. 6.4, la longitud del cono y el número de estambres que posee están correlacionados positivamente (r = 0.84, $p = 3.1 \times 10^{-9}$, n = 30).

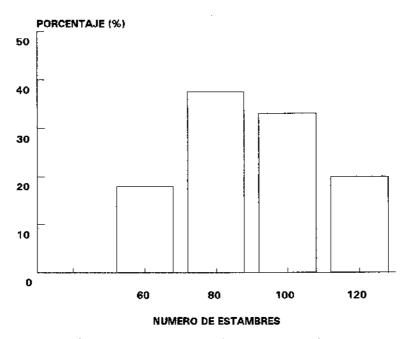


Figura 6.3: Distribución de frecuencias del número de estambres por cono masculino (n = 32).

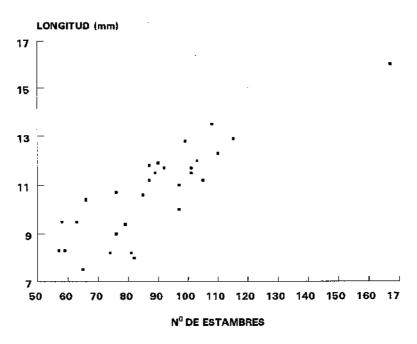


Figura 6.4: Correlación entre la longitud de los conos masculinos y el número de estambres que poseen (r = 0.84, p < 0.0001, n = 30).

El número de granos contenidos en los estambres varia entre 1057 y 2108 ($\bar{x} = 1688$) (Fig. 6.5), no observándose diferencias significativas en cuanto al contenido en polen entre los estambres de distintas posiciones dentro del cono (Fig. 6.6; F = 0.87, p = 0.70). En total cada cono masculino produce en promedio alrededor de 148000 granos, aunque las variaciones son considerables (entre 60000 y 352000; Tabla 6.1).

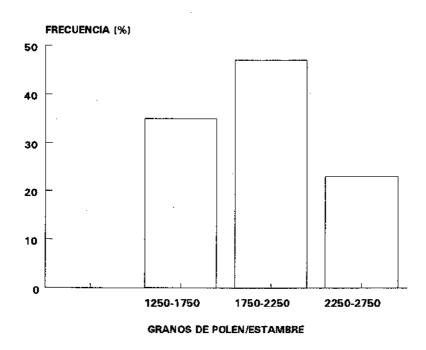


Figura 6.5: Distribución de frecuencias del número de granos de polen por estambre (n = 30). Todas las muestras pertenecen a cinco árboles.

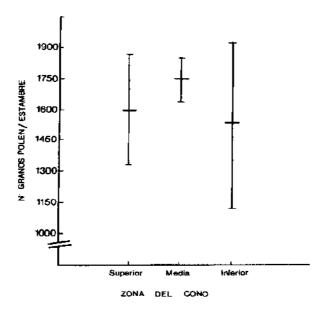


Figura 6.6: Número de granos de polen en estambres de la zona superior, media e inferior del cono masculino. La línea transversal representa la media y la longitudinal dos veces el error stándard.

6.3. DISCUSIÓN

En todas las *Pinaceas* se produce la agrupación de flores en inflorescencias de distinto sexo, disponiéndose helicoidalmente alrededor de un eje. En algunos casos se han observado anomalías en las que las escamas seminíferas se transforman en hojas estaminales, por lo que hay flores de distinto sexo en un mismo cono. Este tipo de irregularidades se han encontrado en algunas especies de abetos como *A. lasiocarpa* y *A. grandis* (EIS, 1970) aunque no se ha visto en *A. pinsapo* y según GAUSSEN (1950-1952) es frecuente en otras especies como *Picea excelsa*.

Las características de algunas especies de la familia *Pinaceae* se resumen en la Tabla 6.2. El tamaño de los conos masculinos de otros *Abies* parece ser similar al del pisapo, en *A. amabilis* tienen alrededor de 12 mm de longitud (OWENS & MOLDER, 1977b) y dentro de las *Pinaceas* encontramos tamaños parecidos en *especies como Pinus pinea* con 10-14 mm de longitud o *P. halepensis* con unos 8 mm, y conos mayores como en *Pinus pinaster* con conos de hasta 20 mm (FERNANDEZ GALIANO, 1987). En otras coníferas algunas especies tienen tamaños bastante más pequeños como *Cupressus sempervirens* con 4 mm (DO AMARAL FRANCO, 1986), *Tsuga heterophylla* con unos 5 mm (COLANGELI & OWENS, 1991) o *Tsuga mertensiana* con 4 mm de longitud (OWENS & MOLDER, 1975).

Hay pocos datos acerca del número de granos de polen por estambre o por cono, en *Picea glauca* hay una media de 527000 granos de polen por estróbilo masculino (DENTI & SHOEN, 1988), ésta es una cifra muy alta si la comparamos con los 148000 que produce el pinsapo.

long	itud ¹
cono	(mm)

Especie	М	F	polen/2	L13	REFERENCIA
Езрече	IVI_		cono	bract ³	REFERENCIA
Abies amabilis	12	20	_	_	OWENS & MOLDER, 1977b
A. balsamea	-	-	_	141	POWELL, 1970
A. pinsapo	_	30-35	-	-	VALDES, 1982
	8-12	10-18	-	-	FDEZ-GALIANO, 1987
		18-37	-	-	MARQUESA D.C. VALDES ,1969
	7.5-16	9-22	148	57-167	Este trabajo
Larix laricina	-	_	_	20	POWELL & TOSH, 1991
L. leptolepis	-	60	-	-	SAID & al., 1991
L. occidentalis	-	7	-	-	OWENS & MOLDER, 1979
Picea engelmannii	_	26	_	103	OWENS & al., 1987
Pic. glauca	-	-	527	-	DENTI & SHOEN, 1988
Pic. mariana	-	-	-	94-116	CARON & POWELL, 1991
Pic. sitchensis	-	-	-	60	OWENS & MOLDER, 1976b
Pinus halepensis	8	-	_	_	FDEZ-GALIANO, 1987
Pin. pinaster	20	-	-	-	FDEZ-GALIANO, 1987
Pin. pinea	10-14	-	-	-	FDEZ-GALIANO, 1987
Pin. resinosa	-	4	-	76	LYONS, 1956
Pseudotsuga menziesii	-	-	-	37	OWENS & al., 1991
Tsuga heterophylla	_	-	-	17	COLANGELI & OWENS, 1990b
T. mertensiana	4	20	-	-	OWENS & MOLDER, 1975

^{1,} M, masculinos; F, femeninos en el momento de la polinización.

Tabla 6.2: Comparación de características cuantitativas en algunas especies de la familia *Pinaceae.* -, sin datos.

^{2,} en miles

^{3,} bract, brácteas seminíferas fértiles por cono femenino

Cada estambre de *Abies pinsapo* lleva dos sacos polínicos. Ésta es una característica constante dentro de las *Pinaceas* y es el número más pequeño que se da dentro de las coníferas. En el género *Tetraclinis* cada estambre tiene 4 sacos polínicos, en *Juniperus* entre 3 y 7, en *Taxus* entre 2 y 8 (DO AMARAL FRANCO, 1986) y el extremo máximo se encuentra en las *Araucariaceae* con un número máximo de hasta 19 sacos polínicos por estambre (GAUSSEN, 1950-1952).

La forma en que se abren estos sacos polínicos es variable dentro de la familia y parece dar una idea del sentido de la evolución, en *Pinus*, *Larix* y *Cedrus* se abren longitudinalmente; en *Keteleeria*, *Pseudotsuga* y *Picea* de forma oblícua y en *Abies*, *Pseudolarix* y *Tsuga*, transversalmente, siendo este carácter el más evolucionado (GAUSSEN 1950-1952).

El tamaño del cono femenino en el momento de la polinización es de unos 20 mm de longitud en A. amabilis (OWENS & MOLDER, 1977b) y en Picea engelmannii de 26 mm (OWENS & al., 1987), tamaños similares al del pinsapo; en varias especies de Araucaria son mayores (A. cunnighamii 30 mm, A. heterophylla 34 mm, A. bidwillii 40mm; HAINES & al., 1984) llegando a ser de hasta 60 mm en Larix leptolepis (SAID & al., 1991); tamaños menores encontramos en alguna especie del género Pinus como en P. resinosa con sólo 4 mm de longitud (LYONS, 1956).

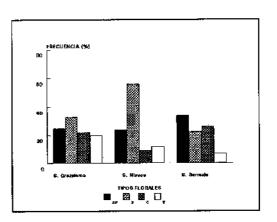
En cuanto al número de escamas ovulíferas por cono femenino, hay datos parecidos al los de pinsapo en *A. balsamea*, que tiene alrededor de 141 escamas (POWELL, 1970); mientras que en otros géneros de *Pinaceas* el número es menor, en *Pinus resinosa* hay 76 (LYONS, 1956),

en Picea mariana hay entre 94 y 116 escamas seminíferas por cono (CARON & POWELL, 1991), en P. engelmannii unas 103 (OWENS & al., 1987), en Pseudotsuga menziesii unas 37 (OWENS & al., 1991), y en Larix laricina alrededor de unas 20 (POWELL & TOSH, 1991). En otras coníferas el número es aún menor, como en Tsuga heterophylla de 17 mm (COLANGELI & OWENS, 1990b), Cupressus sempervirens con de 8 a 12 (FERNANDEZ GALIANO, 1987), o Tetraclinis articulata con sólo 4 escamas (DO AMARAL FRANCO, 1986).

Es variable dentro del género Abies el tamaño de la bráctea tectriz, encontrando diversidad de formas y dimensiones. Desde las brácteas totalmente inclusas que apenas crecen en la fructificación, caso del pinsapo, hasta las que sobresalen por entre las escamas seminíferas, como es el caso de Abies alba. En el resto de los géneros de esta familia está bien definido este carácter; en Pinus, Cedrus y Picea la bráctea es minúscula, (ejemplo Picea engelmannii cuya bráctea tectriz es un tercio menor que la seminífera; OWENS & al., 1987) mientras que en Tsuga, Larix, Pseudolarix y Pseudotsuga está bien desarrollada.

La disposición de los conos femeninos en las ramas superiores y los masculinos en las inferiores es general en los *Abies*. Esta disposición puede ser ventajosa en la polinización, ya que los conos femeninos quedan más expuestos a los vientos y, con ello a ser polinizados (WILSON, 1983).

7. FLORACIÓN



7.1. MATERIAL Y MÉTODOS

La cuantificación de la floración se llevó a cabo en la primavera de 1991 y 1992 en la Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves (Ronda, Málaga) y Sierra Bermeja (Estepona, Málaga).

En Grazalema, para cuantificar la floración se eligieron dos zonas de muestreo dentro de la Reserva: una de ellas fue la Sierra del Pinar, donde el pinsapo se encuentra en altas densidades. El censo se realizó en un transecto de 1.5 Km que se adentra en el bosque partiendo del Puerto del Pinar. La otra zona de muestreo fue el resto de la Reserva, donde el pinsapo está en muy baja densidad mezclado con encinas, quejigos, algarrobos y abundante matorral (ver area de estudio). La densidad de pinsapos en ambas zonas se estimó contando el número de pinsapos y dividiéndolos por la superficie que ocupaban, medida sobre un mapa. En la Sierra del Pinar se muestrearon 135 árboles y en la zona de baja densidad sólo 28, ya que los individuos desperdigados son de más difícil acceso. La distancia aproximada entre los dos pinsapos censados más alejados entre sí, fue de 1 Km en el pinsapar y de 3 Km en la zona de baja densidad.

En las parcelas elegidas en Sierra de las Nieves y en Sierra Bermeja (ver area de estudio) se marcaron 34 árboles y 35 respectivamente. En ambas la distancia entre los dos árboles censados más alejados fue de aproximadamente 1 Km.

Para evitar censar pinsapos que aún no hubiesen alcanzado la madurez reproductiva, tras una primera observación de las zonas, se midió el árbol en flor de menor tamaño, y en función de ése se eliminaron de los censos todos los árboles menores. Los pinsapos censados se marcaron con chapas metálicas numeradas con el fin de seguir posteriormente la maduración de los conos femeninos. En la mayoría de los casos también se midió el perímetro del tronco a un metro del suelo, el diámetro máximo de la copa y se estimó la altura por comparación con un objeto de altura conocida. La altura de los árboles muestreados en las tres sierras osciló entre 4.5 y 25 m (\bar{x} = 11 m, n = 136), el diámetro máximo de copa entre 3.5 y 12 m (\bar{x} = 6 m, n = 105) y el perímetro del tronco entre 34 y 271 cm (\bar{x} = 130 cm, n = 108). No se censaron árboles fuera de estos intervalos de tamaño.

A finales de abril de 1991 y 1992, mediante unos prismáticos (10-40 x 60 aumentos) y un trípode, se estimó el número de conos femeninos y masculinos por árbol. Para estimar la cantidad de estróbilos masculinos, se contó el número de ramas floridas y se multiplicó por el número medio de conos en una muestra de ramas. Este número medio fue relativamente constante entre años, encontrándose 8.6 conos/rama en 1991 (n = 87) y 8.9 en 1992 (n = 30). Al mismo tiempo que se hacían estos censos se anotaron los patrones de distribución de conos dentro de los árboles.

En los resultados que se exponen a continuación los números de conos se refieren a los observados por una cara del árbol, ya que en la inmensa mayoría de los casos era imposible observar la copa desde varias direcciones. Por tanto, los numeros reales de conos producidos deberán ser, sin duda, mayores que los reseñados aquí. Sin embargo, y dado que tanto los conos masculinos como los femeninos se sitúan sobre las copas de forma considerablemente homogénea, las estimaciones presentadas estarán sin duda fuertemente correlacionadas con el número real de conos producidos.

Para el tratamiento estadístico de los datos se han empleado generalmente el test de la chi-cuadradado de comparación de proporciones y el test de la t-Student de comparación de medias. En aquellas muestras que no presentaron una distribución normal, se ha utilizado el test no paramétrico U de Mann-Whitney y para la comparación de las muestras entre años el test no paramétrico de Wilcoxon para muestras repetidas (SOKAL & ROHLF, 1979).

7.2. RESULTADOS

7.2.1. Sierra de Grazalema

7.2.1.1. Floración en 1991

En 1991 y también en 1992 se observaron cuatro niveles de floración en los árboles censados (Fig. 7.1). Un cierto número de pinsapos no presentaron conos, a lo que hemos llamado tipo "sin floración". Otros pinsapos presentaron un cierto número de conos femeninos y ninguno masculino (tipo "femenino"). Un tercer tipo de árboles tenía conos femeninos y, en las ramas inmediatamente inferiores a ellos, una estrecha franja de conos masculinos (tipo "coronado"). Finalmente, algunos pinsapos presentaron un gran número de conos femeninos en la parte superior de la copa y numerosos conos masculinos en todo el resto del árbol (tipo "total"). Cada uno de estos tipos tenía distinta producción de conos femeninos y masculinos (Fig. 7.1), siendo los "femeninos" los menos productores (38 conos femeninos por árbol en 1991 y 40 en 1992) y los "totales" los más productores (220 conos femeninos por árbol en 1991

Teniendo en cuenta que el 75% de los árboles mayores de 4.5 m de altura produjeron algún cono en 1991, podría decirse que la floración en dicho año fue intensa. Sin embargo, de los árboles que entraron en floración, un alto número no produjeron conos masculinos y se

Figura 7.1: Número medio de conos femeninos y masculinos en los cuatro tipos florales durante 1991 y 1992 en la Sierra de Grazalema. Se dan las medias seguidas del error stándard y entre paréntesis el tamaño muestral. SF, sin florecer; F, femenino; C, coronado; T, total. →

	^	199	1	199	92
SF	3	F	M*	F	M*
	3 3	0	0	0	0
	Z Z	n=42	n=42	n=4	n=4
F		38±7	0	40.4±16	0
	Z Z	n=53	n=53	n=16	n=16
C					
	Zamini K	79.7±13	2.5±1	54.8±7	4.8±1
	Z Z	n=36	n=33	n=53	n=49
T		220.7±36	75±16	96±10	35±4
		n=32	n=28	n=75	n=72
	*	en miles			

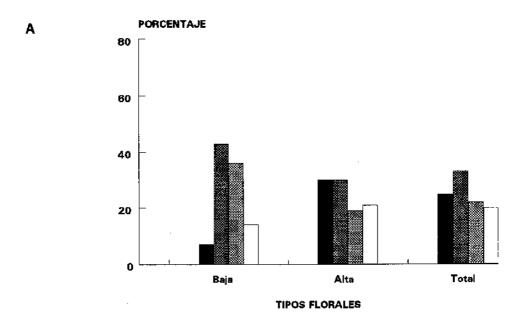
comportaron sólo como "femeninos" (Fig. 7.2 A). El porcentaje de este tipo de árboles fue del 43%, quedando sólo el 56% restante con conos de los dos sexos. Además, de entre estos árboles con conos de los dos sexos, el 52% fueron del tipo "coronado" y sólo el 47% "totales", por lo que la proporción de árboles con grandes cantidades de conos masculinos fue muy baja (el 20% de todos los árboles).

Siguiendo a LLOYD & BAWA (1984), describiremos también a continuación el carácter cuantitativo del sexo, denominando como funcionalmente femenino, funcionalmente masculino o funcionalmente monoico a los árboles según su inversión en gametos femeninos y masculinos en comparación con otros miembros de la población. De esta manera un árbol puede tener conos de los dos sexos pero ser funcionalmente femenino o masculino, ya que lo que se cuantifica es la proporción de cada uno de estos conos dentro del árbol.

Para estimar la femineidad funcional de la planta i (G_i) de forma cuantitativa, se utiliza la siguiente expresión desarrollada por LLOYD (1979 y 1980 a):

$$G_i = \frac{g_i}{g_i + (a_i \times E)}$$
; $E = \frac{g_i}{a_i}$

donde g_i es el número de conos femeninos producidos por el árbol i y a_i el de masculinos. El cociente E es un factor poblacional que equipara el peso de ambos tipos de conos en la población basándose en la idea de que el porcentaje de genes femeninos y masculinos que se transmiten a la



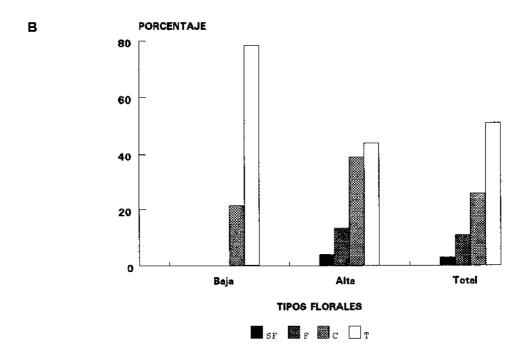


Figura 7.2: Porcentaje de tipos florales en zonas de alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema. A-durante 1991 y B-durante 1992. SF, sin florecer. F, femenino. C, coronado. T, total.

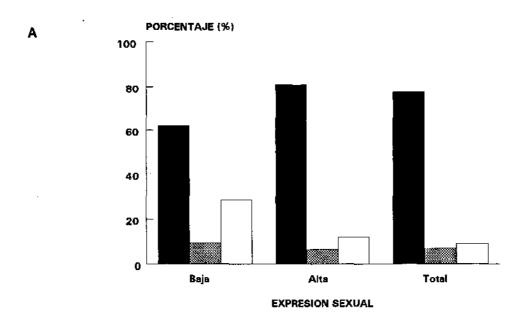
descendencia están en igual proporción. G_i oscila entre 0 y 1 y en base a ésto, se pueden considerar los árboles como funcionalmente masculinos (G < 0.2), masculinos inconstantes $(0.2 < G \le 0.4)$, funcionalmente monoicos $(0.4 < G \le 0.6)$, femeninos inconstantes $(0.6 < G \le 0.8)$ o funcionalmente femeninos $(0.8 < G \le 1)$ (LLOYD, 1981).

Para simplificar hemos llamando funcionalmente femeninos a los puramente femeninos más los femeninos inconstantes, y funcionalmente masculinos a los masculinos inconstantes más los propiamente masculinos. Según este concepto, en 1991 en la Sierra de Grazalema un 77.6 % de los pinsapos fueron funcionalmente femeninos, el 7% funcionalmente monoicos y el 15% funcionalmente masculinos (Fig. 7.3). Con este método el porcentaje de pinsapos funcionalmente femeninos es mucho mayor que el encontrado visualmente (77.6% frente al 33%), detectándose además la existencia de pinsapos funcionalmente masculinos.

La producción de conos femeninos fue altamente variable en 1991 (Fig. 7.4). La moda de la distribución se situó en 50 conos por árbol. El número más alto de conos femeninos observado en este año fue de 927 y el número medio de 73. En cuanto al número de conos masculinos, osciló entre 0 y 252000, siendo tanto el valor modal como la mediana de cero.

- Variaciones dentro del pinsapar

Dentro de la Sierra de Grazalema, se comprobó en 1991 la existencia de grandes variaciones en la floración de los pinsapos que forman el pinsapar propiamente dicho y aquellos que se encuentran en baja densidad en el resto de la Reserva. El porcentaje de floración fue diferente



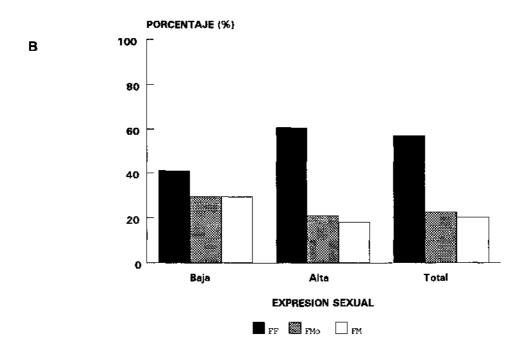


Figura 7.3: Histograma de frecuencias de la expresión sexual de los árboles. La asignación de los árboles a estas categorías de expresión sexual sigue a LLOYD & BAWA (1984) en zonas de baja y alta densidad de la Sierra de Grazalema. Adurante 1991 y B-durante 1992. FF, funcionalmente femenino. FMo, funcionalmente monoico. FM, funcionalmente masculino.

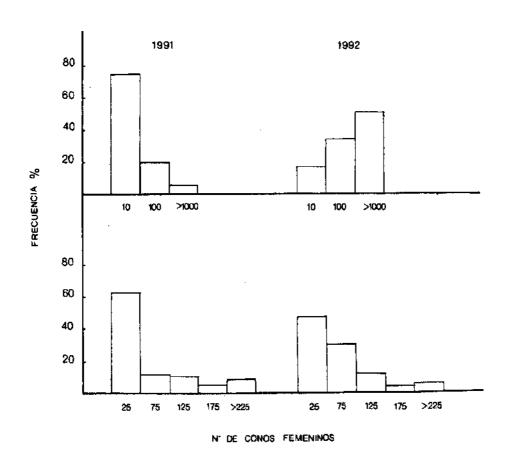


Figura 7.4: Número de conos femeninos y masculinos de los pinsapos de la Siema de Grazalema en 1991 y 1992. Cada intervalo está representado por la marca de clase. El tamaño de la muestra en 1991 es: para los femeninos 163 y para los masculinos 158 y en 1992: para los femeninos 148 y para los masculinos 141.

en las dos zonas, ya que mientras en la zona de baja densidad casi todos los pinsapos tuvieron algún cono (el 93 % de los árboles), en el área densa del pinsapar la floración fue sólo del 70%, siendo las diferencias estadísticamente significativas ($\chi^2 = 16.2$, p < 0.01). Sin embargo, las proporciones encontradas en los restantes tipos florales no fueron significativamente diferentes en las dos subpoblaciones ($\chi^2 = 3.9$, p > 0.05). Hubo una proporción alta y semejante de árboles "femeninos" (44% para los pinsapos distribuidos en bajas densidades y 30% para los del pinsapar) y tampoco existieron diferencias entre los tipos "coronados" y "totales", siendo los porcentajes en ambas subpoblaciones muy parecidos (Fig. 7.2 A).

La frecuencias encontradas de árboles funcionalmente femeninos, masculinos y monoicos, tras el análisis de los datos según el concepto cuantitativo del sexo, fueron enormemente diferentes en las zonas de baja y alta densidad ($\chi^2 = 14.9$, p < 0.01). En las zonas más abiertas se encontró un porcentaje menor de árboles funcionalmente femeninos (61%) que en el pinsapar (81%) y al contrario con la proporción de funcionalmente masculinos, que fue del 28% en zonas abiertas y del 12% para las de alta densidad (Fig. 7.3 A). De esta manera, los pinsapos del pinsapar propiamente dicho invirtieron mayor energía en la producción de gametos femeninos que los de zonas de baja densidad, que lo hicieron en gametos masculinos.

El promedio de producción de conos por árbol fue diferente en ambas zonas, como se expone en la Tabla 7.1. El número medio de conos femeninos en las zonas menos densas fue de 139, frente a 59 en el

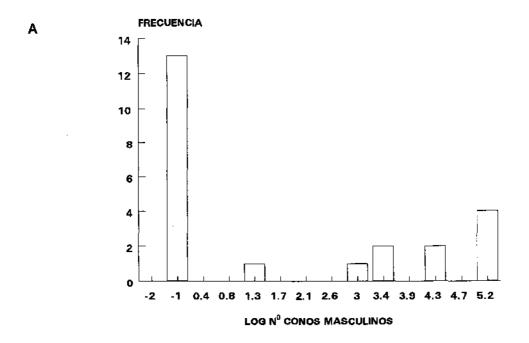
Año 1991 Todos los árboles			oles	Sólo árboles de los do			
Variable	Densidad ⁽¹⁾	$\frac{-}{x}$ (e.s.)	М	n	x (e.s.)	M	n
Número de	Α	59.5 (10) a	17	135	127.7 (23) e	80	53
conos femeninos	В	139.6 (28) b	64	28	210.8 (41) f	166	15
Número de conos	Α	9.1 (3) c	0	135	24.1 (7) g	2	51
masculinos ⁽²⁾	В	41.2 (18) c	0	23	94.9 (36) h	32	10
Año 1992							
Número de conos	Α	64.9 (6) a	45	121	71,4 (7) g	5 3	101
femeninos	В	108.3(17) b	75	27	108.3 (16) h	75	27
Número de	Α	15.1 (2) c	7	114	18.6 (3) i	11	94
conos masculinos ⁽²⁾	В	37.5 (9) d	22	27	37.5 (9) j	22	27

A, zona de alta densidad (3400 árboles/Ha); B, zona de baja densidad (150 árboles/Ha)

Tabla 7.1: Características reproductivas cuantitativas de los árboles de zonas de alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema en 1991 y 1992, n es el tamaño de la muestra, e.s. error stándard. M es la mediana de la distribución. En cada columna, las medias con letras iguales no son significativamente distintas, tset de la T de Student para p = 0.05.

pinsapar. Estas diferencias resultaron ser altamente significativas $(T=3.6,\ p=0.0003)$. La producción de conos masculinos por árbol también fue mayor en las zonas de baja densidad, con un promedio de 41000 conos frente a 9100 en el pinsapar, pero debido a la propia estructura de los datos y aún siendo las medias tan distintas, las diferencias no fueron significativas (test no paramétrico de Mann-Whitney U=1.1, p=0.2). La enorme cantidad de valores cero (árboles "sin florecer" y

^{2,} en miles



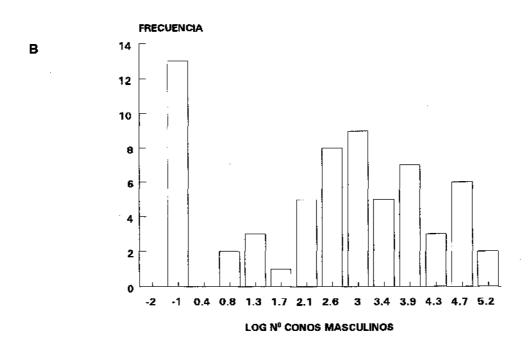


Figura 7.5: Distribución del número de conos masculinos en zonas de baja (A) y alta (B) densidad de la Sierra de Grazalema durante 1991.

"femeninos"), hizo que el número de conos masculinos no se presentase como una variable contínua (Fig. 7.5 A y B) en ninguna de las dos subpoblaciones, siendo hasta cierto punto un aspecto cualitativo de los árboles. Si eliminamos los árboles sin conos masculinos, la variable se normaliza y la media aumenta considerablemente en ambas zonas (24000 en el pinsapar y 95000 en zonas de baja densidad) resultando significativas las diferencias (T = 2.1, p = 0.03).

En resumen, los árboles que crecen en las zonas menos densas de la reserva de Grazalema tuvieron en 1991 una mayor floración y producción de conos que los que están reunidos en masas densas. En condiciones de baja densidad, la proporción de pinsapos funcionalmente masculinos fue mayor que en zonas de alta densidad, donde dominaron los funcionalmente femeninos.

7.2.1.2. Floración en 1992

En 1992 el pinsapar de la Sierra de Grazalema volvió a entrar en floración y lo hizo de forma masiva, llegando a florecer hasta el 97% de los árboles censados.

Al igual que el año anterior, visualmente se encontraron cuatro tipos florales que difirieron en la distribución de sus conos y, como se puede observar en la Fig. 7.1, también en su producción. Este año sólo un 11% de los pinsapos se comportaron como "femeninos", mientras que la mayoría restante (86%) tuvo conos de ambos sexos, siendo el tipo "total" el mejor representado con un 51% (Fig. 7.2 B). Debido a ésto, y teniendo

en cuenta que es este tipo floral el que mayor número de conos produce, el número de pinsapos con gran cantidad de conos fue muy alta.

Las estimas cuantitativas del sexo, sin embargo, volvieron a dar una proporción mayoritaria de árboles funcionalmente femeninos que fue de hasta el 57%, mientras que un 22.5% fue funcionalmente monoico y un 20.3% funcionalmente masculino (Fig. 7.3 B). Hay que tener en cuenta que según este concepto de sexo, un árbol funcionalmente femenino puede tener conos de los dos sexos.

La producción de conos femeninos y masculinos fue muy variable (Fig. 7.4), el 76% de los pinsapos produjeron menos de 100 conos femeninos, siendo de 440 el número más alto de conos producido y la media por árbol de 72. El número de conos masculinos osciló entre 0 y 207000, siendo la mediana de 10000 conos (Tabla 7.2).

- Variaciones dentro del pinsapar

Las zonas de alta y baja densidad, volvieron en 1992 a presentar grandes variaciones en algunos aspectos de la floración. En las zonas de baja densidad todos los pinsapos produjeron algún cono (floración del 100%), siendo este porcentaje sólo ligeramente superior al de la zona de alta densidad con el 96.7%, por lo que las diferencias no fueron significativas ($\chi^2 = 0.2$, p > 0.05).

El resto de los tipos florales encontrados presentaron proporciones muy diferentes en las dos subpoblaciones ($\chi^2 = 75.8$, p < 0.01). En ambas zonas el número de árboles "femeninos" fue muy bajo, llegando incluso a ser de cero en la zona de baja densidad (Fig. 7.2

B). En cambio este tipo "femenino" sí estuvo representado en la zona de alta densidad, aunque fue el menos frecuente con sólo un 13.7%. El resto de los pinsapos tuvieron conos de los dos sexos. La proporción de árboles coronados fue menor en las zonas más abiertas (del 21%), que en el pinsapar (del 39%) y también la cantidad de pinsapos del tipo "total" fue muy diferente, siendo mucho mayor en las zonas de baja densidad (78%), que en las de alta (45%).

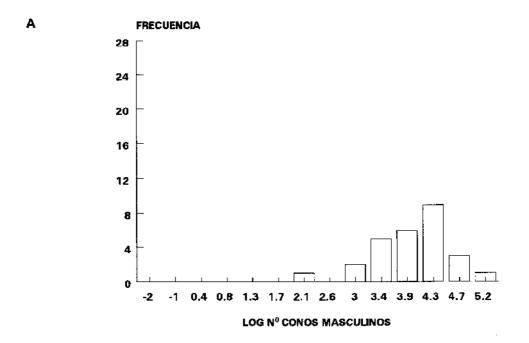
AÑO	Variable	Sierra			М	Min - Max	n
1991					,		
	Conos femeninos	SG	73.3 (10)	а	22	0 - 927	163
		SN	35.6 (6)	а	33	0 - 116	34
		SB	31.0 (7)	а	11	0 - 148	35
	Conos masculinos ⁽¹⁾	SG	13.8 (4)	b	0	0 - 252	158
		SN	0.4 (0.3)	С	0	0 - 103	34
		SB	0.6 (0.2)	bc	0	0 - 5.8	35
1992					•		
	Conos femeninos	SG	72.9 (6)	d	52	0 - 440	148
		SN	99.3 (16)	d	55	0 - 388	34
		SB	65.7 (14)	d	32	0 - 320	35
	Conos masculinos ⁽¹⁾	SG	19.6 (3)	e	10	0 - 207	141
		SN	4.4 (1)	f	1	0 - 22	33
		SB	1.1 (0.3)	f	0.2	0 - 6	32

^{1,} en miles

Tabla 7.2: Producción de conos de los pinsapos de las tres sierras estudiadas en 1991 y 1992, n es el tamaño de la muestra, e.s. error stándard. M es la mediana de la distribución. SG, Sierra de Grazalema. SN, Sierra de las Nieves. SB, Sierra Bermeja. Dentro de cada variable, medias seguidas de la misma letra no presentan diferencias significativas para p = 0.05 (Test de Kruskall-Wallis).

El estudio cuantitativo del sexo, al igual que en 1991, dio como resultado proporciones diferentes de los sexos en zonas de alta y baja densidad ($\chi^2 = 19.3$, p < 0.01). Así los árboles funcionalmente femeninos fueron mucho más abundantes en las zonas de alta densidad que en las de baja (60% y 40% respectivamente). En cambio los árboles funcionalmente masculinos estuvieron sobrerrepresentados en las zonas de baja densidad (30% frente al 18% de zonas densas; Fig. 7.3 B).

La producción de conos femeninos y masculinos fue muy distinta en las dos subpoblaciones. La mayor producción se volvió a dar en los pinsapos de las zonas de baja densidad (Tabla 7.1). El número medio de conos femeninos fue de 65 en el pinsapar frente a 108 en los árboles aislados. Estas diferencias en las medias son altamente significativas (T = 2.9, p = 0.004). También la producción de conos masculinos fue significativamente mayor en las zonas menos densas, ya que los árboles del pinsapar produjeron menos de la mitad de conos (15300) que los de las zonas de menor densidad (37000) (test no paramétrico de Mann-Whitney U = 3.2, p = 0.001). Este año, debido al alto porcentaje de floración y a la baja proporción de pinsapos "femeninos", la producción de conos se mostró como una variable contínua en las zonas de baja densidad y sólo en la zona de alta densidad (3% de árboles "sin florecer" y un 13.7% "femeninos") fue discontinua (Fig. 7.6 A y B). Al eliminar este tipo de árboles, las diferencias en la producción de conos masculinos continúan siendo altamente significativas (T = 2.4, p = 0.01).



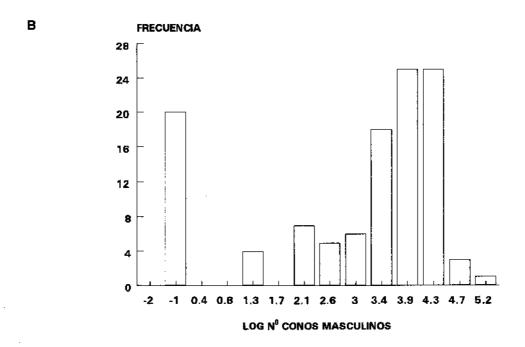


Figura 7.6: Distribución del número de conos masculinos en zonas de baja (A) y alta (B) densidad de la Sierra de Grazalema durante 1992.

En resumen, en 1992 las dos subpoblaciones de la Sierra de Grazalema florecieron como una sóla, encontrándose sin embargo diferencias considerables en la expresión sexual de sus árboles y en la producción de conos femeninos y masculinos que fue siempre mayor en los árboles de zonas más abiertas.

7.2.1.3. Comparación entre años

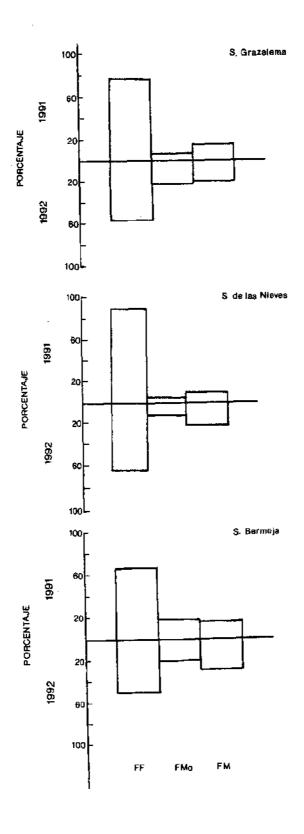
En 1992, el porcentaje de floración aumentó considerablemente respecto al de 1991 (97% frente al 75%). Esta diferencia es altamente significativa ($\chi^2 = 28.3$, p < 0.01).

Los patrones de distribución y producción de conos en los árboles se repitieron en los dos años de estudio, así como la ausencia de un posible tipo floral "masculino" (Fig. 7.1). Sin embargo la abundancia relativa de los diversos tipos de árboles y, como consecuencia la razón de sexos resultó ser muy diferente entre años ($\chi^2 = 416$, p < 0.01). En 1991 muchos árboles se comportaron como "femeninos", mientras que el año siguiente muy pocos lo hicieron (Fig. 7.7). El 72.2% de los individuos cambió de tipo floral de un año a otro y sólo el 27.7% restante mantuvo el mismo que presentó en 1991 ($\chi^2 = 32$, p < 0.01). Como se desprende de la Tabla 7.3, las frecuencias de transición entre tipos florales tuvieron unas direcciones predominantes. De los individuos que cambiaron de tipo floral, un 83% pasaron a ser "coronados" o "totales", aumentando de esta forma el porcentaje de árboles con conos de los dos sexos.

En el aspecto cuantitativo del sexo (Fig. 7.3), los árboles funcionalmente femeninos predominaron frente a los funcionalmente monoicos y masculinos en ambos años. En 1992 aumentaron los árboles

Floración 127

Figura 7.7: Diferentes porcentajes de tipos florales durante 1991 y 1992 en las tres sierras estudiadas. →



funcionalmente monoicos y masculinos y disminuyeron los funcionalmente femeninos. Las diferencias anuales a este respecto son estadísticamente significativas ($\chi^2 = 59$; p < 0.01). El número de árboles que cambiaron de expresión sexual de un año a otro no es significativamente distinto del 50% ($\chi^2 = 0.25$; p > 0.05). Dicho de otra forma, el 50% de los individuos tuvieron constancia sexual entre años, mientras que el otro 50% fue inconstante.

			TIPO en 1992		92	
Sierra	TIPO en 1991	Número de árboles	SF	F	С	т
	SF	39	3	8	19	9
	F	47	1	2	16	28
Grazalema	С	34	0	2	15	17
	T	28	0	4	3	21
	SF	8	1	4	2	1
	F	19	0	5	9	5
Nieves	С	3	0	1	2	0
	Т	4	0	0	1	3
	SF	12	4	2	5	1
	F	8	0	2	5	1
Bermeja	С	9	0	2	7	0
	Т	6	 0	0	4	2

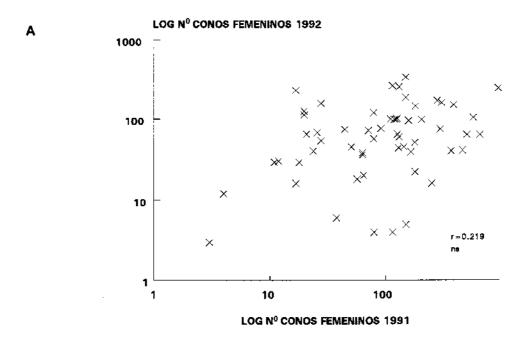
Tabla 7.3:Frecuencias de transición entre los tipos florales de árboles individuales de la Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja, durante los dos años consecutivos que se estudió la floración. SF, sin florecer; F, "femenino"; C, "coronado"; T, "total".

La producción de conos en 1992 fue mucho mayor que en 1991, tanto para los femeninos (test no paramétrico de Wilcoxon para muestras repetidas, Z=3.6, p=0.0003), como para los masculinos (Z=7.2, p<0.0001). Aunque este aumento no se ve reflejado en las medias por lo irregular de las distribuciones, sí se puede apreciar en los valores medianos (Tabla 7.2).

Para aquellos pinsapos que durante los dos años tuvieron conos de los dos sexos, la producción durante 1992 no estuvo correlacionada con la de 1991 (Fig. 7.8 A y B). Por otro lado, los árboles que durante 1991 no florecieron, produjeron menos conos en 1992 que aquellos que sí florecieron el año anterior.

La existencia de dos subpoblaciones con distinto comportamiento en la floración dentro del pinsapar de la Sierra de Grazalema, se mantuvo durante los dos años de estudio (Tabla 7.1, Fig. 7.2). Los pinsapos de zonas abiertas tuvieron porcentajes de floración mayores que los pinsapos de zonas densas, si bien en 1992 las diferencias fueron menos notables y no llegaron a ser significativas ($\chi^2 = 0.2$, p > 0.05).

En resumen se puede decir que durante los dos años seguidos que el pinsapar entró en floración, las zonas en las que el pinsapo se encuentra en menor densidad florecieron con mayor intensidad y produjeron mayor número de conos (Tabla 7.1). Además se apreciaron diferencias importantes en las distintas formas sexuales, siendo siempre mayor el porcentaje pinsapos funcionalmente femeninos en el pinsapar mientras que los de funcionalmente masculinos dominaban en las zonas abiertas (Fig. 7.3).



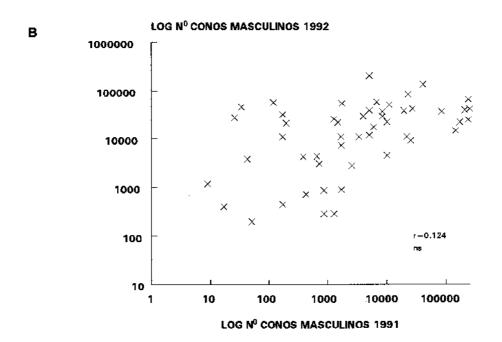


Figura 7.8: Relación entre el número de conos en 1991 y en 1992 en árboles con conos de los dos sexos de la Sierra de Grazalema. A-producción de conos femeninos. B-producción de conos masculinos. n = 51 árboles.

7.2.2. Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja. Comparaciones entre las tres sierras.

7.2.2.1. Floración en 1991

En este año las tres sierras estudiadas entraron en floración y presentaron porcentajes similares: en Grazalema del 75%, en Sierra de las Nieves del 76% y del 66% en Sierra Bermeja. Diferencias que no resultaron ser significativas ($\chi^2 = 0.27$, p > 0.05).

Al igual que en la Sierra de Grazalema, en Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja también se observaron durante los dos años de estudio los cuatro patrones de distribución y producción de conos descritos anteriormente ("sin florecer", "femeninos", "coronados" y "totales"; Figs. 7.9 y 7.10). En 1991 las proporciones de estos tipos florales fueron distintas entre sierras ($\chi^2 = 24$, p < 0.01), siendo la Sierra de las Nieves la que se comportó de manera diferente tanto con respecto a la Sierra de Grazalema ($\chi^2 = 58$, p < 0.01), como a Sierra Bermeja ($\chi^2 = 21$, p < 0.01). Lo más característico en las tres poblaciones fue la alta proporción de árboles "femeninos", que osciló entre el 33% de Sierra Bermeja y el 56% de Sierra de las Nieves (Fig. 7.11).

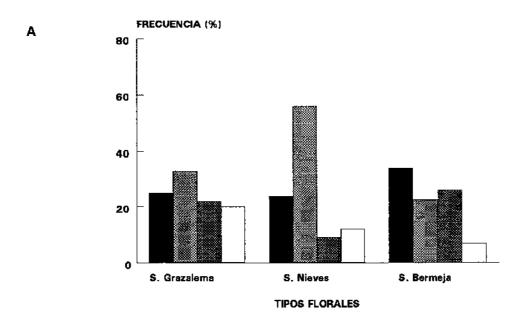
Al realizar el estudio del sexo de forma cuantitativa se observa que el valor de G fue de 0.78 en S. de Grazalema, 0.86 en S. de las Nieves y < 0.7 en S. Bermeja, no resultando distinto entre zonas (F = 2.75, p = 0.06). Los árboles funcionalmente femeninos fueron los más abundantes variando su proporción entre el 65% (Sierra Bermeja) y el 88% (Sierra de las Nieves). La proporción de plantas funcionalmente masculinas fue algo más semejante y no excedió el 16%.

Figura 7.9: Número medio de conos femeninos y masculinos en los cuatro tipos florales durante 1991 y 1992 en la Sierra de las Nieves. Se dan las medias seguidas del error stándard y entre paréntesis el tamaño muestral. SF, sin florecer; F, femenino; C, coronado; T, total. →

		199	91	199	92
SF		F	M*	F	M*
	3 }	0	0	0	0
	Z Z	n=8	n=8	n=1	n=1
F		41±7 n=19	0 n=19	53.7±17 n=10	0 n=10
С	The state of the s	61.3±11	0.3±0	100±21	4.4±2
	Z WA	n=3	n=3	n=14	n=14
T		61.5±19 n=4	3.7±3 n=4	159.5±42 n=9	10.4±2 n=8
	4	en miles			

Figura 7.10: Número medio de conos ferneninos y masculinos en los cuatro tipos florales durante 1991 y 1992 en Sierra Bermeja. Se dan las medias seguidas del error stándard y entre paréntesis el tamaño muestral. SF, sin florecer; F, femenino; C, coronado; T, total. →

		1991		1992	
SF		F	M*	F	M*
	3 7	0	0	0	0
	Z Z	n=12	n=12	n=4	n=4
F	The state of the s	16.5±6 n=8	0 n=8	25.3±9 n=6	0 n=6
С	The state of the s	55.5±10 n=9	l±0.6 n=9	78.4±20 n=21	1±0 n=18
T	*	76±22 n=6 en miles	1.9±0.7 n=6	125.5±44 n=18	4.6±1 n=4



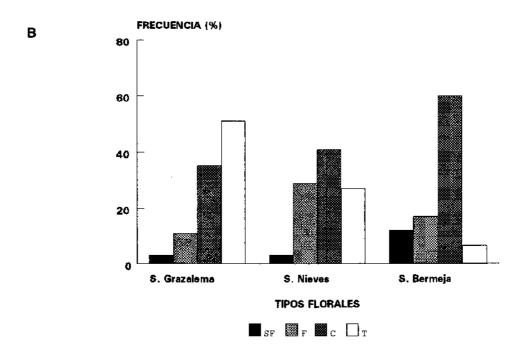
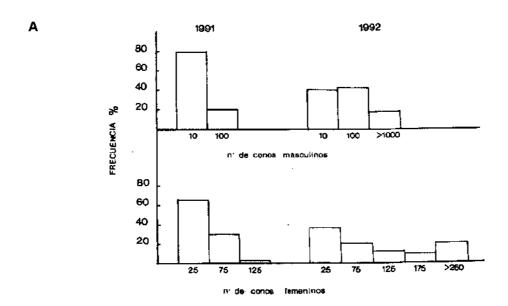


Figura 7.11: Porcentajes de tipos florales en los pinsapares de S. de Grazalema, S. de las Nieves y S. Bermeja. A-durante 1991 y B-durante 1992. SF, sin florecer; F, femenino; C, coronado; T, total.

La producción de conos en la Sierra de Grazalema, Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja se muestra en las Figs. 7.4 y 7.12 y el resumen de las características cuantitativas reproductivas de las tres sierras en la Tabla 7.2. Entre el 60% y el 92% de los árboles produjeron menos de 100 conos femeninos, siendo las medianas de 11 conos en Sierra Bermeja, 22 en Sierra de Grazalema y de 33 en Sierra de las Nieves. Producciones que debido a la gran varianza de las distribuciones no resultan significativas (test de Kruskall-Wallis = 3.8, p = 0.1; Tabla 7.2).

En cuanto a la producción de conos masculinos, al igual que en la Sierra de Grazalema, las otras dos sierras también presentaron una gran cantidad de valores cero (árboles "sin florecer" y "femeninos") volviendo a encontrarse los datos distribuidos de forma discontínua. Este hecho hace que los valores medios no tengan mucho significado. La producción más alta de conos masculinos la presentó la Sierra de Grazalema, seguida de Sierra Bermeja y finalmente Sierra de las Nieves; sólo la comparación de esta última población con la de la Sierra de Grazalema resultó significativa (U = -2.2, p = 0.02).

En resumen, en 1991 la floración en las tres sierras fue muy semejante tanto en los porcentajes de floración, como en las grandes proporciones de pinsapos "femeninos" y producción de conos femeninos; sólo la producción de conos masculinos resultó ser más variable.



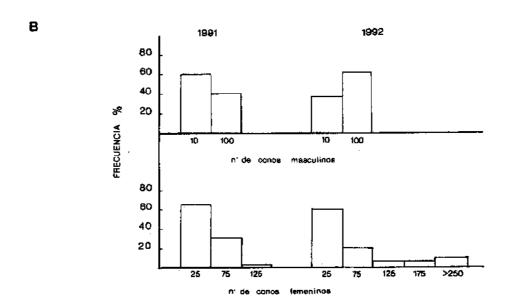


Figura 7.12: Distribución de la producción de conos femeninos y masculinos de los pinsapos de Sierra de las Nieves (A) y de Sierra Bermeja (B), durante 1991 y 1992.

7.2.2.2. Floración en 1992

En 1992, los tres pinsapares volvieron a florecer de forma sincronizada y volvieron a presentar porcentajes de floración muy similares (Fig. 7.11 B). La Sierra de Grazalema y Sierra de las Nieves tuvieron una floración del 97% y sólo Sierra Bermeja con un porcentaje ligeramente inferior (del 88.5%), tuvo un comportamiento significativamente distinto al de las anteriores ($\chi^2 = 8.2$, p < 0.05).

Los porcentajes de los tipos florales encontrados en 1992 en las poblaciones estudiadas se muestran en la Fig. 7.11 B. El análisis de las proporciones de cada tipo de árbol, revela la existencia de heterogeneidad entre las zonas ($\chi^2 = 14.3$, p < 0.05). La cantidad de árboles que se comportaron como "femeninos" osciló ente el 11% en la Sierra de Grazalema y el 29% en Sierra Bermeja. Sin embargo, las diferencias más notables entre sierras fueron debidas a los árboles con conos de los dos sexos, ya que mientras en Sierra Bermeja y Sierra de las Nieves predominaron los pinsapos coronados (en S. Bermeja llegaron a ser de hasta el 60% del total), en la Sierra de Grazalema predominaron los pinsapos "totales" (mayores productores de conos), con un porcentaje del 51%. En general, los pinsapos que produjeron conos de los dos sexos, predominaron frente a los "femeninos" en las tres poblaciones.

El análisis cuantitativo del sexo dio como resultado una femineidad funcional semejante en las tres sierras. El valor de G fue de 0.65 en Sierra de Grazalema, 0.69 en Sierra de las Nieves y 0.64 en Sierra Bermeja. De nuevo en 1992, el porcentaje de pinsapos funcionalmente femeninos fue el mayor oscilando entre el 50% de Sierra Bermeja y el

64.3% de la Sierra de las Nieves. El porcentaje de árboles funcionalmente masculinos también fue muy semejante y varió entre el 20% de la Sierra de Grazalema y el 28% de Sierra Bermeja.

En 1992 entre el 60% y el 80% de los árboles produjeron menos de 100 conos femeninos, siendo la mediana de 52 conos en Sierra de Grazalema, 55 en Sierra de las Nieves y 32 en Sierra Bermeja. Producciones que resultaron ser semejantes (Tabla 7.2). La producción de conos masculinos sin embargo, fue significativamente inferior en las Sierras de las Nieves y Bermeja que la de la Sierra de Grazalema (Tabla 7.2).

En resumen, en 1992 la floración en los tres pinsapares fue prácticamente masiva, estando los pinsapos con conos de los dos sexos en proporción mayoritaria.

7.2.2.3. Comparaciones entre años

La tendencia observada en la Sierra de Grazalema a disminuir el porcentaje de árboles "femeninos" en 1992, se produjo también en los otros pinsapares modificándose significativamente las proporciones de tipos florales entre años (S. de las Nieves $\chi^2 = 68$, p < 0.01; S. Bermeja $\chi^2 = 24$, p < 0.01; Fig 7.7).

Por individuo, en Sierra de las Nieves el 67.6% de los árboles cambiaron de tipo floral, mientras que el 32.3 % mantuvo el mismo de 1991. En Sierra Bermeja el 57 % cambió de tipo y el 42.8 % repitió el que tuvo el año anterior (Tabla 7.3).

Floración 142

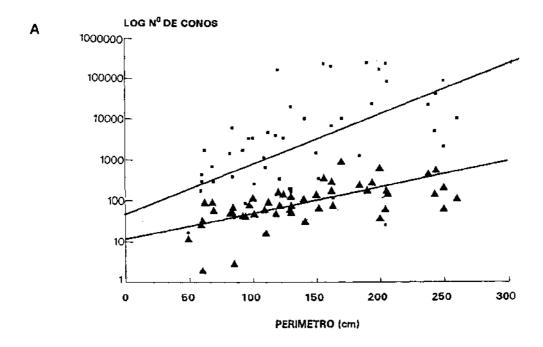
En las tres sierras la floración fue más intensa en 1992 que en 1991, siendo las diferencias interanuales significativas en la Sierra de las Nieves tanto para los conos masculinos (Z = 2.9, p = 0.003) como para los femeninos (Z = 3.13, p = 0.001; test no paramétrico de Wilcoxon). Algo parecido ocurrió entre los años 1991 y 1992 en Sierra Bermeja (para los conos masculinos, Z = 2.2, p = 0.02; para los femeninos, Z = 2.5, p = 0.01).

En resumen, durante los dos años que se ha cuantificado la floración, todos los pinsapares florecieron sincrónicamente y con porcentajes de árboles similares. La tendencia a aumentar la producción de conos entre años ha sido un hecho generalizado.

7.2.3. Floración y tamaño de los árboles

Para estudiar esta relación hemos empleado el perímetro del tronco a 1 m del suelo como estimador del tamaño del árbol y, hasta cierto punto, también de la edad (ver Capítulo 12). Además hemos combinado los datos de los tres pinsapares en una sola muestra ya que, como se ha expuesto anteriormente, el comportamiento de las distintas sierras es relativamente homogéneo.

Se ha encontrado durante los dos años de estudio una fuerte correlación positiva entre el perímetro del árbol y la cantidad de conos producidos, tanto masculinos como femeninos (Fig. 7.13 A y B). En 1991 la recta de regresión que relaciona el número de conos femeninos con el perímetro es: Log Número de conos = 1.226 + 0.006 Perímetro; r = 0.584, F = 23.75). Para los conos masculinos la recta



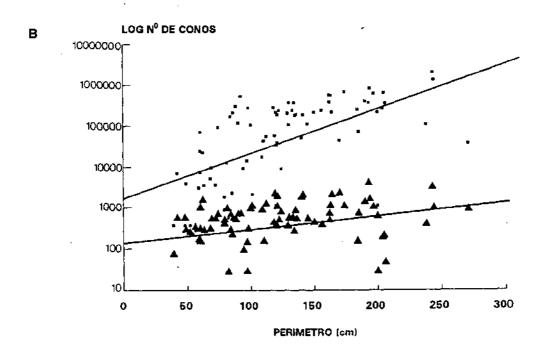


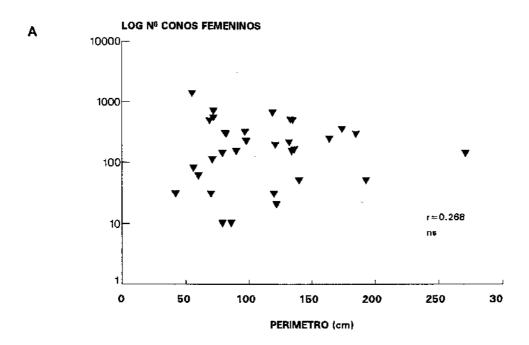
Figura 7.13: Relación entre el perímetro del árbol a un metro de altura y la producción de conos femeninos (▲) y masculinos (•), en árboles con conos de los dos sexos durante 1991 (A) y 1992 (B).

correspondiente es: Log Número de conos = 1.872 + 0.01 Perímetro; r = 0.588, F = 24.27; n = 48 y p < 0.01 en ambos casos).

En 1992 la regresión del número de conos femeninos sobre el perímetro es: Log Número de conos = 3.4 + 0.004 Perímetro (r = 0.338, F = 4.2) y para los masculinos Log Número de conos = 5.0 + 0.02 Perímetro (r = 0.587, F = 49.4; n = 78 y p < 0.01 en ambos casos).

Las fuertes correlaciones expuestas se refieren a aquellos árboles que produjeron conos de los dos sexos. Sin embargo dicha relación no existe si los árboles que se analizan son los que sólo produjeron conos femeninos (Fig. 7.14). Recuérdese que estos fueron en 1991 un gran porcentaje del total. Para estos individuos la producción de conos es totalmente independiente del tamaño del árbol (r = 0.2 y r = 0.02 para 1991 y 1992 respectivamente; en ambos casos p < 0.05).

En 1991 tanto los árboles femeninos como los que tuvieron conos de los dos sexos fueron prácticamente del mismo tamaño (x = 128, n = 32, para los "femeninos"; x = 127, n = 48, para pinsapos con conos de los dos sexos; T = 0.06, p = 0.95). Sin embargo en 1992 sólo los árboles más pequeños se comportaron como "femeninos" (x = 82, n = 17 y x = 120, n = 78 para "femeninos" y con conos de los dos sexos respectivamente; T = 2.3, p = 0.02).



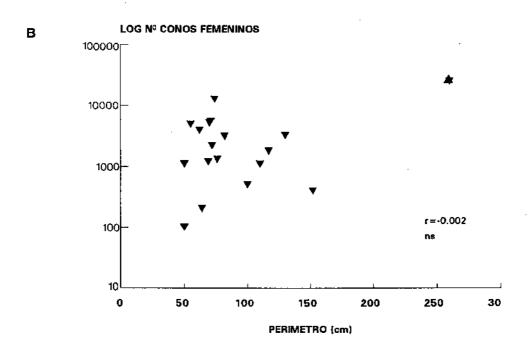


Figura 7.14: Relación entre el perímetro del árbol a un metro de altura y la producción de conos femeninos de los árboles exclusivamente femeninos. A-durante 1991 y B-durante 1992, en esta última correlación no se ha tenido en cuenta el punto marcado con *.

7.3. DISCUSIÓN

7.3.1. Sexualidad

Como se ha expuesto en los resultados, Abies pinsapo es una planta monoica que tiene la capacidad de variar su expresión sexual comportándose como femenino o masculino. Este cambio en la expresión es especialmente notable al cuantificar la producción de conos de cada sexo producido por planta (LLOYD, 1980), observándose tres tipos de sexo desde un punto de vista funcional: femenino (en proporción mayoritaria), monoico y masculino. Estos resultados sugieren que en A. pinsapo puede darse una situación de subdioecia similar a la que se encuentra en otras plantas monoicas, entre ellas algunas coníferas (FREEMAN & al., 1981; SMITH, 1981; JORDANO, 1992). La diferente inversión de energía en la producción de gametos de uno u otro sexo en plantas monoicas es un hecho conocido y ampliamente documentado (WILLSON, 1979; LLOYD, 1975, 1980a y b; FREEMAN & VITALE, 1985; FREEMAN & al., 1984). El predominio de las plantas femeninas sobre las masculinas, como ocurre en el pinsapo, es un suceso raro que sólo se conoce en las gimnospermas, por ejemplo en Pinus (LLOYD & BAWA, 1984). En angiospermas lo normal es el predominio de los individuos masculinos (WILLSON, 1979).

Las variaciones en las proporciones sexuales han sido relacionadas tradicionalmente con diferentes factores entre los que destacan principalmente los ambientales (suelo, luz, temperatura) y los factores químicos y hormonales, encontrándose en la mayoría de los casos estrechas relaciones entre esos factores. Por ejemplo, FREEMAN & al. (1981) demostraron que un gran número de especies monoicas (entre ellas *Juniperus osteosperma*) cambian su razón sexual como consecuencia de factores ambientales, estando favorecida la producción de conos femeninos en los sitios mésicos y de conos masculinos en los xéricos. La explicación que dan FREEMAN & al. para este hecho es el gran coste asociado con la producción de frutos en oposición a la de polen. La función masculina podría no ser afectada en sitios secos, ya que el polen es liberado en primavera cuando los suelos aún están húmedos. Sin embargo los gálbulos son retenidos durante todo el verano, creando una severa carga para estas plantas. Según este concepto, el aumento de la femineidad en condiciones de bajo estrés, podría ser común en especies que tienen un gran esfuerzo reproductivo femenino (es decir, semillas, frutos y estructuras asociadas relativamente costosas de producir por la planta; WILLSON, 1979).

A veces, sobre todo en angiospermas, el control del sexo está relacionado con el que el ambiente ejerce sobre el balance hormonal de una planta. Son bien conocidos los efectos que ciertas hormonas ejercen sobre la expresión sexual. Las auxinas, por ejemplo, son quizás las más importantes y se asocian tradicionalmente con un aumento de la femineidad, mientras que las giberelinas generalmente están implicadas en el control de la masculinidad (HESLOP-HARRISON, 1972; MALIK, 1979; MEAGHER, 1988; SEDGLEY & GRIFFIN, 1989). Aunque algunos géneros como *Cupressus* siguen la tendencia general (PHARIS & al., 1970), las gimnospermas parecen responder de forma diferente a estas hormonas. Así, en *Pseudotsuga*, *Picea* o *Pinus* se han encontrado

respuestas diferentes (SEDGLEY & GRIFFIN, 1989; HO, 1991). En otras plantas existen indicios de que no son las hormonas en sí, sino sus diferentes formas químicas las responsables de la regulación sexual (PHARIS & KING, 1985). Por todo ésto, aún hoy día no está bien definido el papel que las hormonas de crecimiento juegan en la expresión sexual de las coníferas.

Por otra parte, el control hormonal no es independiente del ambiente. Las citoquininas ejemplo (responsables por masculinización en algunas plantas; MEAGHER, 1988), se sintetizan en la raiz, pero en condiciones de estrés hídrico no se transportan hacia ninguna de las zonas por encima del suelo, disminuyendo su concentración en la parte aérea de la planta. Las giberelinas por el contrario, son sintetizadas en las hojas, y su síntesis no disminuye en condiciones de estrés, por lo que una falta de humedad en el suelo provoca en general, un aumento de la función masculina a expensas de la femenina (FREEMAN & al., 1984). Dado el efecto que el estrés causa sobre el control hormonal y éste sobre la expresión sexual, la producción de tejidos y flores puede ser alterada hasta puntos extremos en años diferentes y en un mismo individuo, variando así las razones sexuales de una misma población en diferentes años (FREEMAN & al., 1981 y 1984).

En el pinsapo, la aparición de conos con distinta sexualidad en diferentes zonas de la planta puede ser ventajoso desde el punto de vista reproductivo. La colocación de los conos femeninos en la zona superior del árbol puede ser la situación más idónea para la polinización, por su mayor exposición a los vientos, sobre todo en zonas densas (WILSON, 1983) y además puede ser nutricionalmente ventajoso por su proximidad a

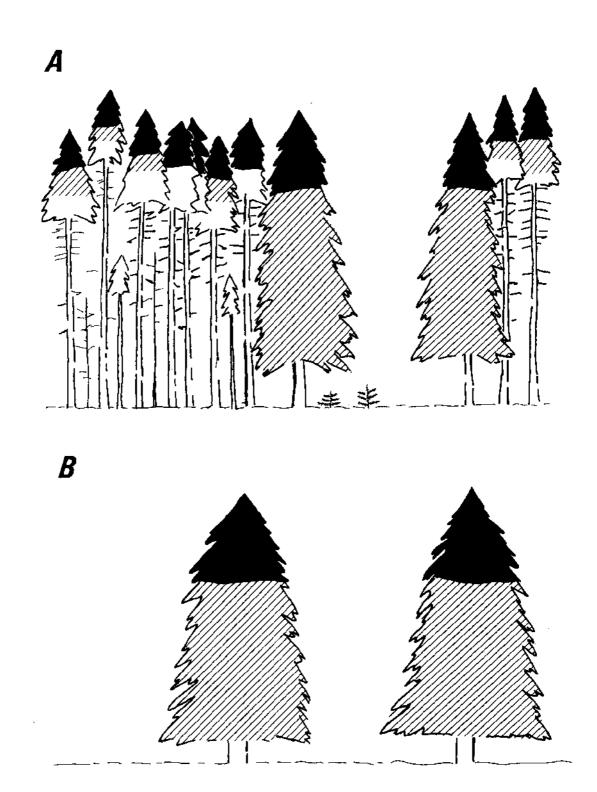
la yema principal, que es la zona más activa en la producción de hormonas de crecimiento (DEVLIN, 1975; CLINE, 1991). El papel que estas sustancias de crecimiento juegan en la disposición de los conos florales ha sido descrita anteriormente por OWENS (1969), JACKSON & SWEET, 1972 y HESLOP-HARRISON (1972).

7.3.2. Variaciones dentro del pinsapar

Durante los dos años de estudio, los pinsapos aislados han mostrado una tendencia a comportarse como masculinos claramente superior a la de aquellos que crecen en masas densas. Al igual que en otros bosques densos, en el pinsapar se producen formas de crecimiento muy diferentes a las que tienen los árboles cuando crecen solitarios o con buena iluminación (bordes del bosque y claros). Así en las zonas muy densas los árboles pierden las ramas bajas, quedando la zona fotosintética relegada a la parte superior de la copa (HARPER, 1977). Como los conos femeninos y masculinos tienen una posición predeterminada, en la zona densa del pinsapar la producción de conos femeninos siempre se ve favorecida frente a la de masculinos (Fig. 7.15). En sitios más abiertos, por el contrario, los árboles mantienen todas sus ramas pudiendo producir grandes cantidades de conos tanto femeninos como masculinos. Por todo ésto pensamos que las distintas razones sexuales encontradas en la Reserva son una consecuencia directa de las distintas formas de crecimiento que adoptan los árboles (determinadas por la presencia o ausencia de luz). Un hecho similar fue observado por SMITH (1981) en poblaciones de Pinus de distintas densidades.

Floración 150

Figura 7.15: Esquema de la morfología de los árboles según crezcan en zonas de alta (A) o de baja (B) densidad en la Sierra de Grazalema. En negro la localización de los conos femeninos y en rayado la de masculinos. →



7.3.3. Comparaciones de la floración entre sierras.

Salvo pequeñas diferencias los porcentajes de floración fueron similares en las tres sierras. También se dio en las tres poblaciones la aparición de los cuatro tipos florales descritos y el predominio de árboles femeninos. Se han observado sin embargo algunas diferencias en las producciones de conos masculinos que pueden explicarse de forma inmediata cuando se observa la morfología de los árboles de las tres zonas. Así, en la parcela de Sierra de las Nieves se encontraron muchos árboles que habían sido "limpiados" de ramas bajas, llegando a veces esta poda al tercio superior de la copa del árbol. Ello elimina la posibilidad de que produjeran mayor número de conos masculinos. En Sierra Bermeja sólo los árboles de menor tamaño se encontraban en perfecto estado, mientras que los árboles grandes estaban deformados y tenían la apariencia de las plantas que son fuertemente castigadas por los vientos y la nieve. También aquí la producción de conos masculinos fue relativamente baja en comparación con la población de Grazalema, donde los árboles de morfología piramidal son mayoría. A pesar de estas diferencias, las tres poblaciones tienen un comportamiento parecido en la floración.

7.3.4. Floración y tamaño de los árboles

Hemos encontrado durante los dos años de estudio fuertes correlaciones positivas entre el tamaño del árbol y su producción de conos. Esto no es de extrañar ya que la disponibilidad energética de una planta aumenta con su edad o tamaño (BARCELO & al., 1988) y con ella la

parte que dedica a la reproducción. Este fenómeno ha sido anteriormente descrito en muchas especies de *Pinus* (LLOYD & BAWA, 1984).

También hemos observado que los individuos pequeños (y jóvenes) que entraban en floración producían únicamente conos femeninos, siendo ésta su expresión sexual al alcanzar la edad de la primera reproducción. En la mayoría de las coníferas ocurre este mismo fenómeno (SEDGLEY & GRIFFIN, 1989). Sin embargo, es una excepción a la tendencia general observada en angiospermas, según la cual los individuos jóvenes expresan el sexo que les supone menor coste energético (es decir, el masculino BIERZYCHUDEK, 1984; LOVETT DOUST & al., 1986; SCHLESSMAN, 1988). A medida que la planta aumenta su tamaño, tiende a expresarse como femenina o monoica (SMITH, 1981; McARTHUR & FREEMAN, 1982; LLOYD & BAWA, 1984). Así, en poblaciones formadas por plantas grandes se podrá encontrar una mayor proporción de plantas femeninas que en poblaciones donde las plantas son pequeñas (SCHLESSMAN, 1988). En el pinsapo al igual que en otras coníferas estudiadas ocurre justo lo contrario, posiblemente por la fuerte dominancia apical (OWENS, 1969; SEDGLEY & GRIFFIN, 1989).

8. POLINIZACIÓN



8.1. MATERIAL Y MÉTODOS

8.1.1. Liberación del polen

Para obtener una idea aproximada del tiempo que tarda un cono masculino en liberar todo su contenido polínico y del que puede tardar un árbol en liberar todo el polen, se marcaron ramas con conos masculinos en cinco pinsapos de la Sierra del Pinar de Grazalema. Las ramas elegidas estaban orientadas en dirección E y O, y en ellas se marcaron 1180 conos que se censaron durante todo el tiempo que duró su exposición.

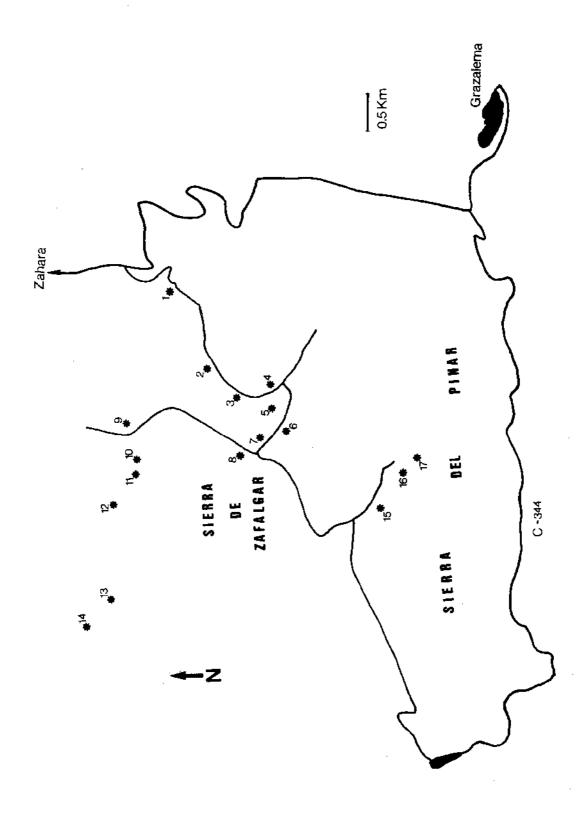
8.1.2. Evaluación de la cantidad de polen en la atmósfera

En 1991 se estudiaron los cambios que experimenta el contenido polínico de la atmósfera a lo largo de la floración. El estudio se llevó a cabo mediante captadores de polen formados por tubos de plástico huecos de 47 mm de perímetro, a los que se les adhirió una hoja de papel de fumar de 44 x 47 mm impregnada en vaselina. Estos captadores eran colocados en ramas expuestas al viento durante un cierto periodo de tiempo, transcurrido el cual se colocaban en un soporte y se encerraban en cajas para evitar su posible contaminación durante el transporte al laboratorio. En cada muestra se contaba el número de granos de polen de pinsapo en una superficie de 13.3 x 47 mm. Las muestras se observaron directamente sobre el papel de fumar al microscopio óptico, con un objetivo de x40.

El 17 de abril, fecha en la que ya se observó el inicio de la floración, se colocaron 17 captadores repartidos por la Reserva del Parque de Grazalema. Catorce de los captadores se colocaron a lo largo de la pista que cruza la Reserva partiendo del Puerto del Acebuche hasta el Puerto del Horno de la Miera, en la zona donde el pinsapo se encuentra en baja densidad, mientras que los otros tres se situaron dentro del pinsapar propiamente dicho. En la Fig. 8.1 se muestra la localización de cada captador. Todos ellos se colocaron aproximadamente a 2.5 m de altura sobre el suelo, y se retiraron semanalmente hasta el 4.VI.1991, fecha en que la dispersión del polen había finalizado.

También se estudiaron los cambios a lo largo del día de la cantidad de polen en la atmósfera durante dos días consecutivos (7 y 8 de mayo) con abundante dispersión de polen. Para ello se colocaron 6 captadores de polen, tres de ellos a 2.5 m de altura y otros tres a 5 m. Los captadores se fueron retirando cada dos horas, salvo los que se colocaron a última hora de la tarde (21:30), que permanecieron expuestos toda la noche y se retiraron a las 9:30 horas del día siguiente. Durante el tiempo que duró el experimento, se anotaron las variaciones climatológicas que pudieran influir en la exposición de los conos masculinos.

Figura 8.1: Situación de los captadores de polen dentro de la Reserva de la Sierra de Grazalema. 1-14, captadores colocados en zonas de baja densidad de pinsapos. 15-17, captadores colocados dentro de la masa de pinsapos. →



8.1.3. Viabilidad polínica

Para determinar la viabilidad del polen, durante el periodo de floración se recogieron ramas con conos masculinos de dos pinsapos de la Sierra de Grazalema, uno de la zona de baja densidad y otro del pinsapar. Estas ramas se llevaron al laboratorio donde se colocaron sobre papel satinado. Dos días después los conos habían liberado todo el polen que contenían. Parte de este polen se montó en agua destilada y se midió en el microscopio óptico (x40) con la ayuda de una regleta. El resto se recogió y guardó en frascos de cristal que se colocaron en sitio seco y en la oscuridad a 4 C.

Dos meses después, en la fecha aproximada en la que ocurre la fecundación en el campo (vease capítulo 4), se sembró el polen en dos medios de cultivo distintos: placas con agar (agar-agua al 0.8%) y portaobjetos excavados. Ambos medios fueron esterilizados y se regaron con agua destilada desionizada de pH 6. Las placas y portaobjetos se colocaron en la oscuridad a 4 ó 26 C, y cada dos horas se retiraron muestras que se obsevaron al microscopio óptico (x40). En cada muestreo se observaron 300 granos de polen por placa o portaobjeto, contando el número de ellos que había germinado y midiendo la longitud del mayor tubo polínico encontrado. Un grano de polen se consideró como germinado cuando su tubo polínico tenía una longitud mínima de la mitad del tamaño del grano. Cuatro meses después (6 tras su liberación) se volvió a sembrar el polen de los dos árboles en las mismas condiciones y se procedió de la forma anteriormente descrita.

Lo porcentajes de germinación en agar-agua y en los portaobjetos fueron semejantes (96 y 99 % respectivamente), por lo que a la vista de este resultado sólo se muestran los de agar-agua.

8.2. RESULTADOS

8.2.1. Liberación del polen

La orientación de las ramas es un factor importante que afecta a la dehiscencia de los conos masculinos y a la liberación del polen. En 48 h, el 86% de los conos marcados en orientación este se habían abierto, mientras que en el oeste sólo lo habían hecho un 50%. En sólo seis días en un árbol pueden haberse abierto el 100% de los conos masculinos, siendo los que están en una exposición más soleada los que lo hacen más rápidamente. Cada cono masculino tardó un mínimo de 26 h en liberar todo su contenido polínico; este mínimo ocurrió en condiciones de baja humedad y fuertes vientos, por lo que la abertura total del cono fue rápida.

8.2.2. Evaluación de la cantidad de polen en la atmósfera

El polen de pinsapo es de tamaño muy grande (para el corpus : $P, \overline{x} = 90.9 \pm 3.5 \ \mu m; E1, \overline{x} = 97.3 \pm 1 \ \mu m; E2, \overline{x} = 92.3 \pm 1.2 \ \mu m; n = 22; para los sacos: profundidad <math>\overline{x} = 63.5 \pm 2.4 \ \mu m;$ longitud $\overline{x} = 61.9 \pm 1.5 \ \mu m$ y anchura $\overline{x} = 61 \pm 3.5 \ \mu m;$ n = 22) lo que, junto con la presencia de los sacos aeríferos lo hace inconfundible. Gracias a ésto, se pudo distinguir con facilidad el polen de pinsapo del de otras especies presentes en el captador.

En la Fig. 8.2 se expone cómo cambió la cantidad de polen adherida a los captadores en las zonas de alta y baja densidad durante el

tiempo que duró la floración masculina. Como se puede apreciar en dicha figura, los pinsapos aislados comenzaron a liberar el polen un poco antes que los del pinsapar. Los picos de ambas zonas están separados aproximadamente unos 11 días, indicando un adelanto de la floración en las zonas más bajas y soleadas.

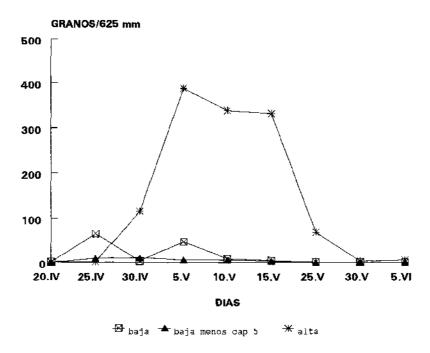


Figura 8.2: Variación del contenido de polen de pinsapo en la atmósfera en las zonas de alta y baja densidad durante el periodo de floración en 1991. Se muestran además los datos de la zona de baja densidad eliminando uno de los captadores (el número 14) que había sido colocado muy cerca de un árbol que produjo grandes cantidades de polen.

En las zonas del Parque donde los pinsapos se encuentran dispersos el volumen de polen que circula es muy bajo. Sólo uno de los captadores, el situado en el "Hoyo del Vasco", recogió cantidades apreciables de polen (debido a que se había colocado a escasos metros de

un pinsapo con gran cantidad de conos masculinos). Si se elimina este captador la curva apenas se levanta del eje de abcisas, lo que indica que la cantidad de polen que circula en las zonas menos densas, era insignificante en comparación con la que circula en el pinsapar. En estos captadores sin embargo, sí se encontraron grandes cantidades de otros tipos polínicos de especies que estaban en floración en este periodo, entre ellos: Tipo Pinus pinea (representado en el Parque por un grupo de Pinus pinea y P. pinaster que están plantados en La Camilla), Tipo Fraxinus angustifolia (representado por Phillyrea angustifolia y P. latifolia), Tipo Pistacia terebinthus (representado por Pistacia lentiscus y P. terebinthus), Tipo Quercus coccifera (representado por Quercus rotundifolia) y Tipo Q. suber (representado por Quercus faginea y Q. suber).

En la Fig. 8.3, se representa la variación de la cantidad de polen a lo largo de dos días del mes de mayo en el pinsapar. La cantidad de polen atrapada en los captadores durante el segundo día fue aproximadamente el doble que en el primero (respectivamente 1047 y 519 granos). Las menores cantidades de polen fueron recogidas a última hora de la tarde y durante toda la noche. El día 7, el máximo se situó entre las tres y las cinco de la tarde. El día 8 sin embargo se encontraron dos picos, uno entre las 9-11 de la mañana y otro entre las 15-17 h de la tarde. Durante los dos días seguidos que duró el experimento el tiempo fue muy inestable, con fuertes rachas de viento y manteniéndose el cielo nublado

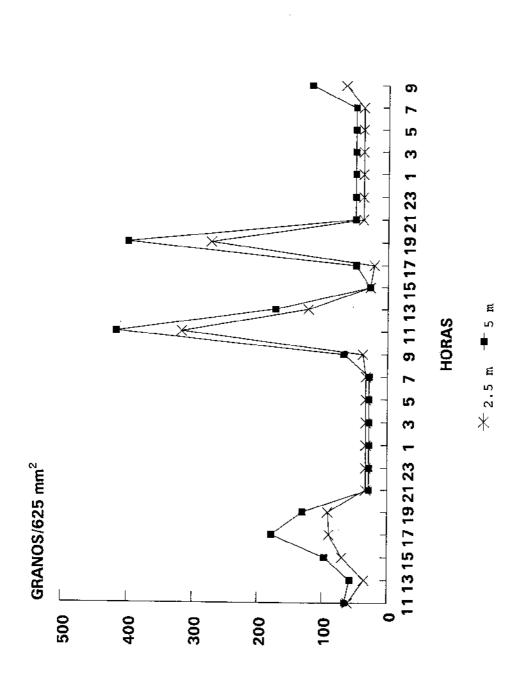


Figura 8.3: Variación de la cantidad de polen de pinsapo en el aire durante los días 7 y 8 de mayo de 1991 en el pinsapar de la

Sierra de Grazalema a 2.5 y a 5 metros del suelo.

prácticamente todo el día. A 5 m del suelo, la cantidad de polen fue siempre mayor que a 2.5 m. Sin embargo la evolución diaria de estas cantidades, fue similar en la dos alturas.

8.2.3. Viabilidad polínica.

A los dos meses de su liberación el polen almacenado germinó en porcentajes cercanos al 100%, no apreciándose diferencias en la viabilidad del polen de los dos árboles estudiados (Fig. 8.4).

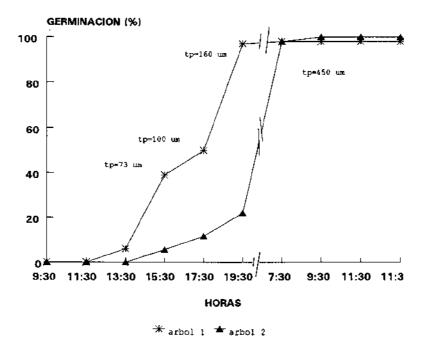


Figura 8.4: Germinación del polen de pinsapo de dos árboles uno situado en alta densidad (árbol 1) y otro en baja densidad (árbol 2) en placas con agar-agua a 26 C. En cada observación se han visto 300 granos. Se indica además el tamaño máximo que alcanzaron los tubos polínicos.

Como se observa en esta figura, la curva de germinación es sigmoidal, con una fase inicial en la que no se produce germinación, que se corresponde con el periodo de hidratación y aumento de volumen del grano. En esta fase se separan los sacos polínicos y queda al descubierto el leptoma (por el cual saldrá el tubo) apreciándose una desorganización estructural de la nexina. La germinación del árbol 1 fue más rápida que la del árbol 2 en todos los muestreos realizados, alcanzando este árbol casi el 100% de germinación sólo en diez horas, mientras que en este mismo tiempo, en el árbol 2 sólo había germinado el 20%. Aunque no conocemos como fueron los ritmos de germinación del árbol 2 durante la madrugada, a las 22 horas de la siembra habían germinado el 100% de los granos. Los tubos polínicos observados estallaban cuando alcanzaban un determinado tamaño, por lo que el mayor tubo polínico encontrado medía 450 µm de longitud.

El polen sembrado a 4 C germinó en muy baja proporción tras 24 horas, llegando a un porcentaje máximo del 1.6%. Por otra parte, el polen almacenado en frío durante 6 meses no germinó en absoluto, no encontrándose ningún tubo polínico entre los 1000 granos examinados.

8.3. DISCUSIÓN

El aspecto más llamativo de los resultados es la cantidad tan baja de polen recogido en los captadores colocados en las zonas de menor densidad si se compara con los del pinsapar. En las zonas abiertas los pinsapos produjeron mayor cantidad de conos masculinos que en zonas densas (véase capítulo 7), sin embargo al haber menos individuos por unidad de superficie la cantidad polínica total es muy inferior. Este hecho podría limitar fuertemente la polinización de los individuos aislados, tal y como ha sido descrito anteriormente en otras especies. En Larix occidentalis OWENS & MOLDER (1979) han descrito cómo las poblaciones menos densas sufrían fallos en la polinización de sus conos femeninos posiblemente como consecuencia de una falta de polen. La falta de fecundación como consecuencia de un defecto en la polinización es un hecho conocido en muchas coníferas como Abies (OWENS & MOLDER, 1977b; SINGH & OWENS, 1981), Tsuga (COLANGELI & OWENS, 1991), Pseudotsuga (OWENS & al., 1991), Larix (OWENS & MOLDER, 1979) y Thuja (COLANGELI & OWENS, 1990a; OWENS & al., 1990).

Algunos de los captadores colocados en la zona de menor densidad, se encontraban a escasamente 1 Km del pinsapar propiamente dicho, por lo que el polen proviniente de allí podría haber llegado fácilmente y haber sido recogido por alguno de ellos. No parece lógico pensar que los vientos no hallan sido favorables en ninguno de los días que duró la floración del pinsapo, por lo que este hecho hace pensar que posiblemente el polen tenga una mala flotabilidad en el aire. Así aunque

los granos están dotados de dos flotadores, su enorme tamaño junto con la gran humedad ambiental de la zona en cuestión, podrían dificultar su suspensión disminuyendo la distancia de dispersión.

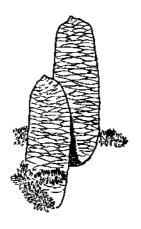
Para la regeneración natural del pinsapo en las zonas menos densas podría ser necesario un aporte adicional de polen que mejorase la polinización. El suplemento con masas polínicas es una práctica recomendada en otros *Abies* y géneros como *Tsuga*, *Pseudotsuga* y *Picea* (OWENS & MOLDER, 1977b; SINGH & OWENS, 1981; DENTI & SHOEN, 1988; EL-KASSABY & DAVISON, 1990; EL-KASSABY & al., 1990; COLANGELI & OWENS, 1990b y 1991) y que actualmente se realiza en programas de reforestación de alguna de estas gimnospermas.

In vitro, el polen de pinsapo necesita sólo agua y una temperatura adecuada para germinar igual que ocurre en el género Pinus (MALIK, 1979). En otras coníferas parecen ser necesarios otros componentes, y a veces ni siquiera con medios suplementados se ha conseguido la germinación (SAID & al., 1991).

La viabilidad del polen de pinsapo se pierde tras un almacenamiento prolongado, ya que cuatro meses más tarde ningún grano logró germinar. En otras coníferas el polen almacenado en frío permanece viable durante un tiempo más o menos largo (3 meses en Larix leptolepis; SAID & al, 1991; unos 2 años en Tsuga heterophylla; COLANGELI & OWENS, 1991; hasta 5 años en Pinus; ZELLES in MALIK, 1979). En el caso del pinsapo, en cambio, la capacidad germinativa parece perderse tras el almacenamiento. Este factor puede ser importante en caso de querer realizar polinizaciones artificiales, por ejemplo, en árboles aislados: en

este supuesto sería aconsejable utilizar siempre polen fresco, o bien comprobar su viabilidad antes de realizar las polinizaciones.

9. FRUCTIFICACIÓN



9.1. MATERIAL Y MÉTODOS

El seguimiento más exhaustivo de la fructificación de los pinsapos se ha llevado a cabo en la Sierra de Grazalema, en la que se contaron las piñas producidas por 146 árboles desde 1989 hasta 1992. Además, la cosecha de piñas se ha cuantificado en 34 árboles de Sierra de las Nieves, y en 35 de Sierra Bermeja durante el otoño de 1991 y 1992. En todos los casos se han empleado árboles en los que se conocía la producción de conos masculinos y femeninos durante la primavera, de forma que hemos podido determinar los porcentajes de transformación en piñas (que por conveniencia llamaremos porcentajes de "fructificación" a partir de ahora). Todos los censos de piñas se realizaron observando una sola cara de los árboles con prismáticos.

En septiembre de 1991 se recolectaron aproximadamente 1000 piñas en la Sierra de Grazalema que se emplearon para estudiar características tales como el tamaño, peso, número de piñones, tasa de predación por invertebrados etc. La muestra procedía de un total de 71 árboles, 9 de la zona de baja densidad y 62 del pinsapar propiamente dicho. Todas las piñas recolectadas fueron llevadas al laboratorio donde se separaron y numeraron. Las que mostraban signos de predación por insectos fueron separadas y se emplearon para determinar la intensidad de los daños producidos por predadores.

El número de piñones total y el dañado por invertebrados se estimó en 30 piñas procedentes de 8 árboles. Debido a que éstas habían sido recolectadas varias semanas antes de que se iniciara la dispersión en Fructificación 172

el campo, el porcentaje de predación estimado en ese momento podría ser menor al encontrado en condiciones naturales. Por ello, las piñas dañadas se guardaron individualmente en sobres de papel y se colocaron en la oscuridad a temperatura ambiente durante 20 días. Transcurrido este tiempo se abrieron y se tomaron los siguientes datos: número total de piñones desarrollados, número de larvas en el interior de la piña y número de piñones predados (el piñón se consideró predado sólo cuando la semilla había sido dañada, no el ala). El resto de las piñas agujereadas se repartieron en sacos de plástico, que se abrían y humedecían cada cierto tiempo hasta que se pudieron recoger individuos adultos de los insectos responsables de los daños.

En las piñas sanas se realizaron las siguientes medidas: en 100 piñas procedentes de 15 árboles, se midió la longitud y la anchura (tomada en la zona central de la piña) con un pie de rey con precisión 0.1 mm y se pesaron con precisión de 1 g. A 34 de éstas se les extrajeron todos los piñones y se contaron. Para saber qué porcentaje del peso de la piña corresponde a escamas, piñones y eje, estas partes se pesaron por separado en una muestra de 15 piñas procedentes de cinco árboles. En esta muestra se intentó recoger la amplia variación de tamaños existente.

Los piñones se midieron en longitud y anchura y se pesaron con precisión 0.1 mg. Se observó que los pesos mostraban grandes diferencias, y para saber si esas variaciones guardaban alguna relación con la presencia de embrión, se tomó una muestra al azar de 100 piñones procedentes de cinco árboles. Cada uno de ellos se pesó con y sin ala y posteriormente se abrió, anotando si tenía o no embrión. De esta manera estudiamos la correlación entre el peso del piñón y la presencia de embrión en ellos.

Para saber qué número de piñones con embrión se requieren para el desarrollo de una piña, se escogieron 40 de ellas entre los árboles que habían presentado menor porcentaje de viabilidad. A estas piñas se les extrajeron los piñones y se abrieron todos, anotando el número de ellos que contenían embrión.

La viabilidad de la cosecha de piñones se estudió en una muestra de 224 piñas pertenecientes a 47 pinsapos (38 del pinsapar y 9 de la zona de baja densidad). El número mínimo de piñas estudiadas fue 2 y el máximo 10. De cada una de ellas se tomaron al azar 20 piñones que se diseccionaban para anotar si tenían o no embrión. La eficacia de este tipo de muestreo se comprobó comparando el porcentaje de viabilidad obtenido en base al análisis de 20 piñones por piña, con el porcentaje obtenido analizando todos y cada uno de los piñones de la piña. La comparación se efectuó en un total de 25 piñas procedentes de 5 árboles. Los resultados del análisis de varianza que contempla el efecto del método de estimación junto con la planta individual sobre el porcentaje de viabilidad (Tabla 9.1)

R = 0.750 n = 60

Variable	gl	СМ	F	р
Arbol	4	2020.706	33.61	<0.001
Estima	1	630.366	10.48	0.002
Error	54	60.118		

Tabla 9.1: Análisis de varianza de la viabilidad de los piñones entre árboles dependiendo del método de estima utilizado, gl son los grados de libertad y CM es la media de la suma de cuadrados. El análisis es significativo para p < 0.05.

demuestran que, además de existir fuertes variaciones entre árboles, el método también afecta a la estima del porcentaje de viabilidad. En promedio, el muestreo sobre 20 piñones sobreestima el porcentaje de viabilidad aproximadamente en un 14%. La mayor parte de los datos que aportamos sobre viabilidad, están basados en este método, de manera que las viabilidades reales son probablemente inferiores a las estimadas por nosotros.

9.2. RESULTADOS

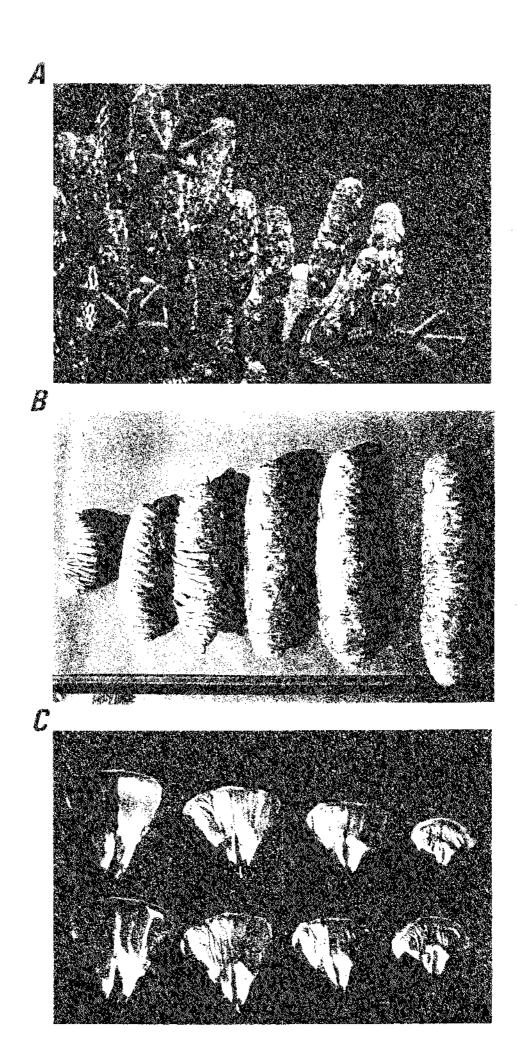
9.2.1. Descripción de las piñas y piñones

Las piñas de A. pinsapo son verdosas y erectas y suelen estar recubiertas de resina (Fig 9.1 A). Miden entre 9 y 15 cm de longitud ($\overline{x} = 13 \pm 2$, n = 85) y entre 3 y 4 cm de diámetro ($\overline{x} = 3.8 \pm 0$, n = 60) y pesan entre 30 y 198 gr ($\overline{x} = 117.8 \pm 2$, n = 395). El tamaño y la forma de las piñas fueron caracteres muy variables entre árboles, así como el tamaño de las brácteas ovulíferas (Fig. 9.1 B y C).

Del peso total de la piña únicamente el 22% corresponde a las semillas, mientras que el 78% restante es debido mayoritariamente al peso de las escamas y de éste sólo un 3% al eje. El número mínimo de piñones por piña fue de 198 y el máximo de 309 ($\overline{x} = 247 \pm 6$, n = 34), encontrándose una fuerte correlación positiva entre el número de piñones desarrollados y el peso de la piña (Fig. 9.2).

Los piñones miden entre 6 y 12 mm de longitud ($\bar{x} = 10.6 \pm 0$, n = 20) y de 5 a 7 mm de anchura ($\bar{x} = 6.5 \pm 0$, n = 20). Estan rodeados de bolsas de resina y recubiertos de un ala (Fig. 9.3 A). Los piñones que tienen embrión (Ilenos) y los que no lo tienen (vanos), son de un tamaño semejante pero se diferencian en el peso (Tabla 9.2). Los piñones Ilenos tienen un peso medio de 111 mg y al abrirlos se observa una zona central, el embrión, rodeada de una masa granulosa que corresponde al endospermo. Por el contrario, los que estan vanos tienen la testa rígida y dura y están huecos por dentro, quedando en el centro un tejido

Figura 9.1: A- Aspecto general de las piñas de *Abies pinsapo* cuando están maduras. B-Variación del tamaño de piñas maduras recolectadas de diferentes árboles. C-Variación del tamaño de las escamas seminíferas y de los piñones en el momento de la dispersión. →



membranoso que corresponde al gametofito abortado (Fig. 9.3 B). Estos piñones pesan en promedio 75.7 mg (Tabla 9.2), siendo este peso significativamente distinto del de los que estaban llenos (F = 38.7, p < 0.001). La diferencia entre unos y otros se corresponde con el peso del embrión y del endospermo que es de unos 35.7 mg.

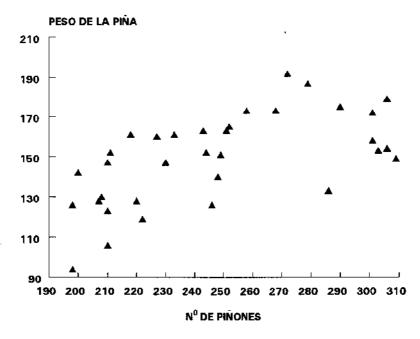


Figura 9.2: Relación entre el número de piñones por piña y el peso de ésta. n = 34. Las piñas proceden de 6 árboles.

Una piña puede llegar a desarrollarse por completo sin contener ningún piñón con embrión. En la Fig. 9.4 se muestra la frecuencia de piñones con embrión por piña procedentes de 9 árboles con bajo porcentaje de viabilidad. En ella puede observarse que el 70% de las piñas muestreadas contenían menos de 10 piñones viables, y sin embargo estaban perfectamente desarrolladas. También puede comprobarse que era

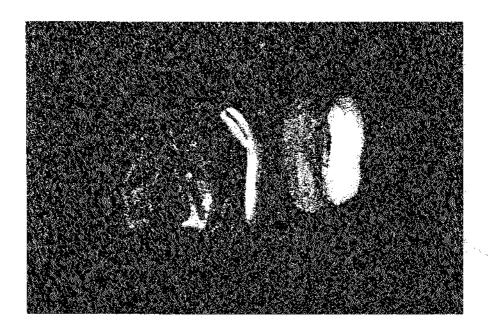
Fructificación 179

Figura 9.3: A- Aspecto de los piñones de *Abies pinsapo* a los que se les ha eliminado el ala. Las zonas oscuras representan la posición de las bolsas de resina. B- Corte de un piñón sin embrión (izquierda) y con embrión (derecha), en el centro se muestra la morfología del embrión. →

A



B



frecuente el desarrollo de piñas que no contenían más que uno o dos piñones con embrión (20% de la piñas).

	Peso	Peso (mg)		eso total	
Embrión	Total	Piñón	Piñón	Ala	n
Presente	111.4 ± 4	97.7 ± 3	87.7	12.2	55
Ausente	75 .7 ± 4	61.8 ± 3	81.6	18.3	45

Tabla 9.2: Peso de los piñones con y sin embrión de cinco árboles de la Sierra de Grazalema. Se dan las medias seguidas del error stándard, n es el tamaño de la muestra. El peso del piñón corresponde al total menos el peso del ala.

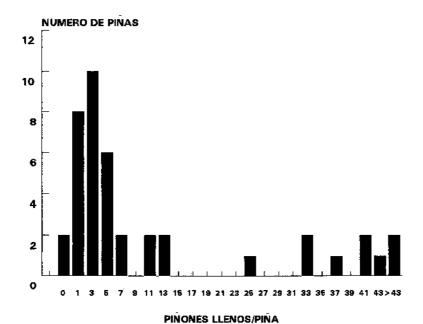


Figura 9.4: Frecuencia de piñones llenos por piña en los árboles que se encuentran en baja densidad de la Sierra de Grazalema. Se abrieron todos los piñones de cada piña en una muestra de 40 piñas.

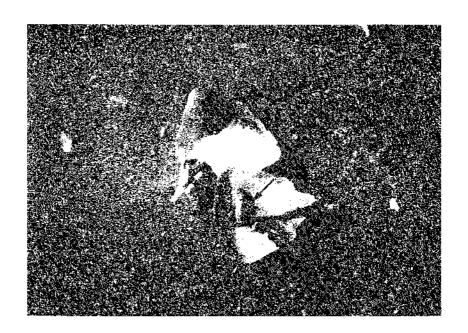
En las piñas del pinsapo se encontraron dos tipos fundamentales de predadores. El más destructivo fue una larva de polilla perteneciente a la familia Pyralidae. Las larvas mayores tuvieron unos 2 cm de longitud y pueden fácilmente pasar de una piña a otra (Fig. 9.5 A y B). Se alimentan de embriones, alas, escamas y, en general, de cualquier parte de la piña. En las piñas predadas encontramos entre 1 y 10 larvas ($\overline{x} = 4 \pm 0$). El porcentaje de predación en 1991 en la Sierra de Grazalema por este tipo de larva llegó a ser en algunos árboles hasta del 60%, con una media del 16%. En las piñas atacadas el promedio de piñones destruidos era del 46%. El segundo tipo de larva pertenece a un Díptero de la familia Cecidomyiidae, y fue mucho menos destructiva. Estas larvas son pequeñas (unos 2 mm) y de color blanco. Se encontraron de 2 a 4 larvas dentro de los piñones dañados, sin que se pudiera advertir ningún signo exterior en ellos. Debido a su pequeño tamaño y escasa movilidad no causan grandes destrozos en la piña, limitándose a alimentarse del piñón en el que se encuentran.

9.2.2. Variaciones entre años en la producción de piñas

La producción media de piñas en la Sierra de Grazalema desde 1989 hasta 1993 se muestra en la Fig. 9.6. En los cuatro años estudiados la producción fue muy irregular, siendo la de 1991 la mejor cosecha con una media de 30 piñas por árbol. En la primavera de 1990 y 1993 los árboles no florecieron, por lo que no hubo cosecha de piñas en esos años.

Figura 9.5: A- Aspecto de la larva de *Pyralidae*. B- Destrozos causados por la larva de *Pyralidae* en las piñas de *Abies pinsapo*. →

4



B



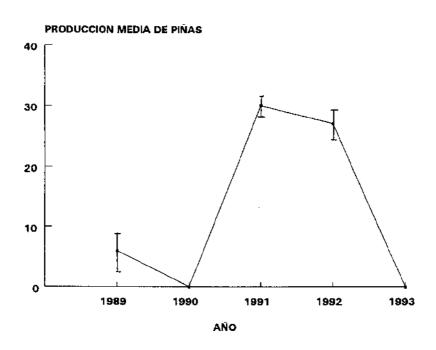


Figura 9.6: Producción media de piñas/árbol en la Sierra de Grazalema desde 1989 hasta 1993. n = 146 durante el período 1990-1993 y n = 89 para 1989. Las líneas verticales representan el error stándard.

Los porcentajes medios de fructificación en la Sierra de Grazalema en 1991 y 1992 se exponen en la Tabla 9.3. En 1991 el porcentaje medio de fructificación fue del 31%, y los árboles produjeron entre 0 y 325 piñas. En 1992 el porcentaje de fructificación fue significativamente superior (T = 2.97, p < 0.01), aunque la producción media de piñas fue algo menor, y varió entre 0 y 191.

En 1991 los pinsapos que tuvieron grandes cantidades de conos femeninos durante la floración, fueron los que tuvieron mayor cosecha de piñas (r = 0.826, p < 0.01, n = 145) y mayor porcentaje de

Fructificación 186

Año	Variable	Sierra	$\frac{-}{\chi} \pm e.s.$	M	n
1991				•	
	Piñas/árbol	SG	29.7 ± 5 a	4	146
		SN	31.3 \pm 6 a	26	34
		SB	28.1 ± 7 a	14	35
	Fructificación (%)	SG	31.0 ± 4 b	21	146
		SN	63.7 ±10 c	62	34
		SB	$57.7\pm8c$	67	35
1992					
	Piñas/árbol	SG	26.9 \pm 3 d	14	145
		SN	65.0 ±10 e	43	34
		SB	42.0 \pm 9 e	22	35
	Fructificación (%)	SG	37.0 \pm 3 f	31	145
		SN	71.3 ± 9 g	75	34
		SB	71.6 \pm 9 g	62	35

Tabla 9.3: Producción de piñas por árbol y porcentajes de fructificación de los árboles censados en Sierra de Grazalema (SG), Sierra de las Nieves (SN) y Sierra Bermeja (SB) durante 1991 y 1992. n es el tamaño de la muestra. e.s. error stándard. M es la mediana de la distribución. Dentro de cada variable muestras con letras desiguales son significativamente distintas (test de Duncan p = 0.05).

fructificación (r=0.597, p<0.01, n=145). Además, los árboles con mayor cosecha de piñas diferenciaron una mayor cantidad de yemas florales para 1992, tanto masculinas como femeninas, que aquellos que tuvieron menor cosecha (para los conos femeninos r=0.262 y para los masculinos r=0.383, p<0.01 y n=145 para ambos). También en 1992 observamos la correlación positiva entre el número de conos femeninos y el de piñas desarrolladas (r=0.61, p<0.01, n=146), así como con el porcentaje de fructificación (r=0.226, p<0.01, n=146).

En cuanto a las otras dos sierras (Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja) disponemos de datos para 1991 y 1992 (Tabla 9.3). En estas dos localidades la cosecha de 1992 fue significativamente superior a la de 1991 (T = 2.43, p < 0.05 y T = 5.8, p < 0.01 respectivamente para Sierra de las Nieves y para Sierra Bermeja), pero los porcentajes de fructificación no variaron significativamente entre años (T = 0.78, p > 0.4 y T = 1.05, p = 0.29 para Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja respectivamente).

Durante los dos años de estudio, el número de conos femeninos estuvo positivamente correlacionado con el de piñas (para Sierra de las Nieves en 1991, r = 0.965 y en 1992 r = 0.790, n = 34 y p < 0.001; para Sierra Bermeja en 1991 r = 0.968 y en 1992 r = 0.971, n = 35 y p < 0.001). Además en 1991 los árboles que tuvieron mayor cosecha de conos presentaron mayores porcentajes de fructificación (en Sierra de las Nieves r = 0.66, n = 34 y en Sierra Bermeja r = 0.562, n = 35; p < 0.001 para ambas). En cambio en 1992 el porcentaje de fructificación no estuvo correlacionado con el número de conos femeninos de la planta, ni en Sierra de las Nieves (r = 0.027, n = 34, p > 0.05) ni en Sierra Bermeja (r = 0.001, n = 35, p > 0.05).

9.2.3. Variaciones entre sierras

El porcentaje de fructificación en 1991 varió significativamente entre las tres sierras estudiadas (F = 10.5, p < 0.0001), siendo mucho mayores los de Sierra de las Nieves (63.7%) y Sierra Bermeja (57.7%) que el de la Sierra de Grazalema (Tabla 9.3). El número de piñas por

árbol en Sierra de las Nieves osciló entre 0 y 112 ($\overline{x} = 31$), mientras que en Sierra Bermeja osciló entre 0 y 159 ($\overline{x} = 28$).

En 1992 los porcentajes de fructificación volvieron a variar entre sierras (Tabla 9.3; F = 13.4, p < 0.001), siendo de nuevo superiores los de Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja que el de la Sierra de Grazalema. La producción media de piñas por árbol en Sierra de las Nieves fue de 65, mientras que en Sierra Bermeja la producción media fue de 42.

9.2.4. La cosechas de piñas en función de la densidad de la población

En 1991 los árboles aislados de Grazalema tuvieron una cosecha de piñas mucho mayor que los que viven en masas densas (Tabla 9.4). La media fue de 81 piñas en las zonas de baja densidad mientras que los del pinsapar sólo produjeron 19. El porcentaje de fructificación en zonas abiertas también fue mucho mayor (del 43%) que en zonas de alta densidad (del 27.5%), resultando estas diferencias altamente significativas (T = 3.85, p < 0.0001).

Este comportamiento se repitió en 1992 (Tabla 9.4). La cosecha media de piñas en los árboles aislados fue de 52 mientras que en los del pinsapar fue tan sólo de 21, y de nuevo el porcentaje de fructificación de los pinsapos que viven en baja densidad fue mayor (46.5%) frente al 38.8%, volviendo a resultar las diferencias significativas (T=2.11, p=0.03)

Año	Variable	Densidad (1)	χ ± e.s.	М	n
1991					
	Piñas/árbol	Α	18.7 ± 4 a	2	120
		В	80.7 ± 4 b	27	26
	Fructificación (%)	Α	27.5 ± 4 c	8	120
		В	43.0 \pm 6 d	51	26
1992					
	Piñas/árbol	Α	$21.0 \pm 2 e$	12	118
		В	52.5 \pm 11 f	28	27
	Fructificación (%)	Α	35.6 ± 4 g	28	118
		8	46.5 \pm 7 h	43	27

^{1,} número de pinsapos por Ha. A, zona de alta densidad, (3400 pinsapos/Ha); B, zona de baja densidad, (150 pinsapos/Ha).

Tabla 9.4: Producción de piñas por árbol y porcentajes de fructificación en la Sierra de Grazalema en zonas de alta y baja densidad durante 1991 y 1992, n es el tamaño de la muestra, e.s. error stándard. M es la mediana de la distribución. Dentro de cada variable medias con letras distintas son significativamente diferentes (test de la T-Student para p = 0.05)

Fructificación 190

9.2.5. Efecto de la densidad de la población sobre la proporción de piñones viables por piña

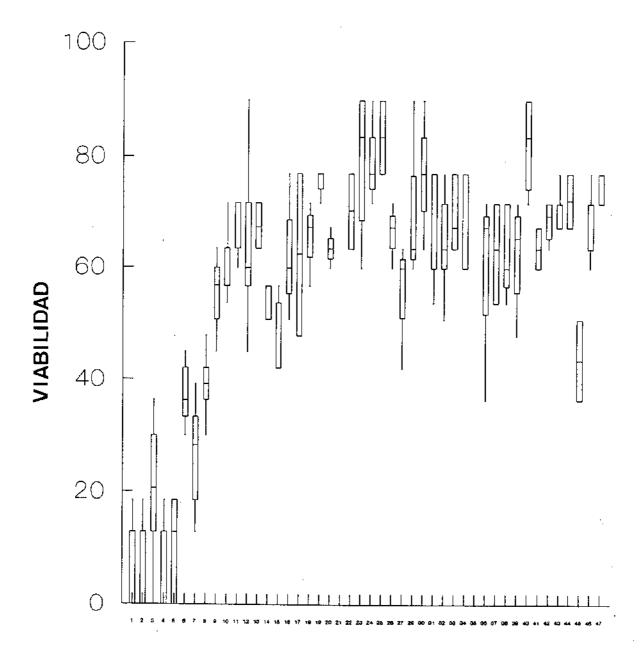
La viabilidad de la cosecha de piñones mostró importantes diferencias entre las dos subpoblaciones de pinsapo de la Reserva de Grazalema (Fig. 9.7). En los aislados la viabilidad media fue del 21% con una mediana del 14%, mientras que en el pinsapar la viabilidad media fue cuatro veces mayor (del 82%), con una mediana del 81 %. Aunque la identidad del árbol tiene un claro efecto sobre el porcentaje de viabilidad (Tabla 9.5), el efecto debido a la densidad de la población es muchísimo más fuerte. El 79% de las variaciónes en viabilidad la explica la zona donde vive el árbol, y sólo el 7% de la varianza la explica la identidad del árbol.

R = 0.858 n = 224

Variable	gl	СМ	F	р	CV(%)
Densidad	1	811875.58	832.81	5 x 10 ⁻⁶⁹	79.2
Arbol (densidad)	44	621.98	6.33	3 x 10 ⁻¹⁹	7.6
Error	178	98.30			

Tabla 9.5: Análisis de varianza de la viabilidad de la cosecha de piñones de los árboles de alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema. Análisis por zona y por árbol. gl son los grados de libertad, CM es la media de la suma de cuadrados y CV son los componentes de la varianza. El análisis es significativo para p < 0.05.

Las diferencias entre las piñas de los árboles aislados y las de los del pinsapar no se reducen a la proporción de piñones viables, sino que también afectan a las dimensiones de las piñas y a su peso (Tabla 9.6). Los



ARBOL

Figura 9.8: Porcentajes de viabilidad de la cosecha de piñones de los árboles de alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema durante 1991. En cada barra, la línea horizontal representa la media y la vertical el máximo y el mínimo. En color se muestran los árboles de la zona de baja densidad.

Fructificación 192

árboles del núcleo denso del pinsapar producen piñas más grandes que los aislados.

Variable	Densidad ⁽¹⁾	X ± e.s.	n
Peso (g)	Α	143.6 ± 2	114
	В	107.3 \pm 2	281
Longitud (mm)	Α	139.7 ± 2	85
	В	125.1 ± 2	60

número de pinsapos por Ha. A, zona de alta densidad (3400 pinsapos/Ha); B, zona de baja densidad (150 pinsapos/Ha).

Tabla 9.6: Peso y longitud promedio de las piñas de los árboles que viven en alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema, e.s. es el error stándard y n el tamaño de la muestra.

En la Tabla 9.7 se exponen los resultados de un análisis de varianza que analiza el efecto del árbol individual y de la zona en que vive, sobre el peso de las piñas. Puede comprobarse que, aunque hay diferencias significativas entre árboles, el factor más importante es precisamente el que la planta esté creciendo en una zona densa o esté aislada.

Si multiplicamos la viabilidad media de cada zona por la cosecha media de piñones de cada árbol, obtendremos una estima del número de piñones viables producidos por árbol. En el pinsapar en 1991 este número fue de 3800, mientras que en las zonas abiertas fue de 4200 (Tabla 9.8). Al multiplicar el número estimado de piñones viables producidos por árbol por el número de árboles que viven en una Ha en

R = 1	0 60 4	n =	395

Variable	gl	СМ	F	р
Densidad	1	115253.95	271.09	<0.001
Arbol (densidad)	12	11670.00	27.45	<0.001
Error	381	425.13		

Tabla 9.7: Análisis de varianza de la variación del peso de las piñas en función de la zona donde vive el pinsapo (alta o baja densidad) y del árbol, gl son los grados de libertad y CM es la media de la suma de cuadrados.

cada una de las dos subpoblaciones, observamos que en el pinsapar se liberaron unos trece millones de piñones viables por Ha, mientras que en las zonas abiertas la producción fue tan sólo de seiscientos mil.

Variable	Alta densidad	Baja densidad
Piñones viables/	3864 (633)	4187 (989)
Piñones viables/Ha	13 x 10 ⁶	6.3×10^5

Tabla 9.8: Estimas de la producción de piñones viables por árbol y por Ha en las dos subpoblaciones de la Sierra de Grazalema en 1991. Entre paréntesis se muestra el error stándard.

Los árboles que durante la floración se comportaron como "femeninos" o "totales" (llamamos femenino a un pinsapo cuando únicamente produjo conos florales femeninos, mientras que los pinsapos totales tuvieron conos tanto femeninos como masculinos; véase Capítulo Fructificación 194

7), presentaron diferentes porcentajes de viabilidad en cada subpoblación (Tabla 9.9). En las zonas de baja densidad los árboles femeninos tuvieron menos piñones con embrión que los pinsapos con conos de los dos sexos. En el pinsapar, por el contrario, fueron los pinsapos femeninos los que tuvieron un mayor porcentaje de viabilidad de sus piñones. Estas diferencias entre zonas y tipo floral resultaron ser significativas, y pueden aclarar las diferencias encontradas en los porcentajes de viabilidad en zonas de alta y baja densidad, por guardar un relación directa con la cantidad y calidad de polen disponible.

Densidad ⁽¹⁾	Tipo floral		n
Alta	Total	63.3 ± 5	3
	Fernenino	80.0 ± 2	3
Baja	Total	31.8 ± 11	5
	Femenino	8.3 ± 5	4

número de pinsapos por Ha. Zona de alta densidad (3400 pinsapos/Ha); Zona de baja densidad (150 pinsapos/Ha).

Análisis de varianza

R = 0.641 n = 15

Variable	gi	СМ	F	р
Densidad	1	9552	39.3	<0.001
Tipo	1	42	0.1	0.684
Densidad x Tipo	1	1448	5.9	0.033
Error	11	243		

Tabla 9.9: Viabilidad promedio de la cosecha de piñones de los árboles de alta y baja densidad de la Sierra de Grazalema, en relación con el tipo floral que presentaron en la floración. gl son los grados de libertad y CM es la media de la suma de cuadrados.

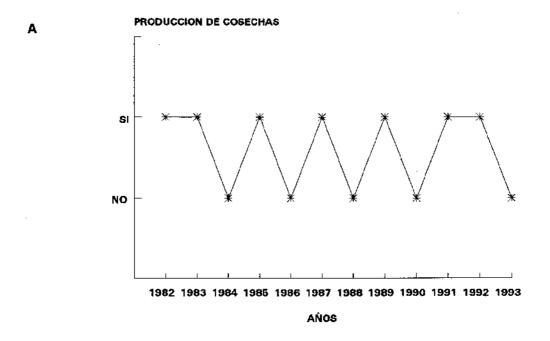
9.3. DISCUSIÓN

mediterráneos Como característico de los abetos es (GAUSSEN, 1964), las piñas de Abies pinsapo tienen un tamaño muy grande, aunque en realidad su peso y longitud son variables dependiendo del número de piñones desarrollados que contengan. En cuanto a los porcentajes de predación, los encontrados en la Sierra de Grazalema no son demasiado altos (15%) si se los compara con los de otras coníferas (en Pseudotsuga menziesii llega a ser del 44%; EL-KASSABY & DAVISON, 1990), donde las pérdidas originadas por insectos que se desarrollan en los conos llegan a ser uno de los factores más limitantes de la producción de semillas por árbol (EL-KASSABY & DAVISON, 1990; SINGH & OWENS, 1982; OWENS & al., 1991; FORCELLA, 1979; SHEA, 1989a y 1989b).

Tal y como hemos visto en los resultados, las piñas pueden desarrollarse completamente sin contener un solo piñón viable. Esto es debido a que la fecundación de los primordios se produce dos meses después de la polinización, cuando las semillas y las piñas tienen ya un gran tamaño y están casi por completo desarrolladas (véase Fig. 5.10 del Capítulo 5). Una vez que las piñas han llegado a ese estado de desarrollo, el que tengan mayor o menor número de embriones fecundados no es una traba para que completen su maduración, y en realidad las piñas y piñones de baja calidad son externamente indiferenciables de las buenas. Esto ocurre también en otras coníferas (OWENS & MOLDER, 1979; SMITH, 1981), pero contrasta fuertemente con lo que sucede en las angiospermas,

donde muy a menudo los frutos abortan si contienen pocas semillas o éstas son inviables (STEPHENSON, 1981; LOVETT & LOVETT, 1988).

La producción global de piñas en el pinsapo se mostró muy irregular de un año a otro. Aunque cinco años es un periodo de tiempo demasiado corto para poder descifrar el patrón interanual de producción de piñas, las observaciones que hemos realizado en las ramas nos permiten ver un cierto ritmo en la producción de conos florales y piñas. En los pinsapos, los ejes de las piñas de anteriores floraciones permanecen durante largos periodos de tiempo (más de 20 años), por lo que conociendo la edad de la rama se puede saber cuándo produjo conos florales y cuándo no lo hizo. En base a esta observación hemos concluido que existe un año de descanso o de ausencia de floración cada uno ó dos años de cosecha, tal y como se aprecia en la Fig. 9.9. Una explicación para este hecho puede ser que, al igual que ocurre en muchos árboles frutales, tras una abundante producción vendría una fase de escaso crecimiento vegetativo y escasa o nula iniciación de yemas florales, con la consiguiente disminución de la cosecha del año siguiente. El efecto negativo que una cosecha abundante tiene sobre el crecimiento vegetativo de una planta es un suceso ampliamente conocido (BARCELO & al., 1988; HARPER, 1977) y que ha sido anteriormente documentado para otras gimnospermas (OWENS, 1969). Además, los ciclos de cosechas cada 2 ó 3 años son comunes en Abies lasiocarpa (SINGH & OWENS, 1981), A. concolor (SHEA 1989a y b), Abies balsamea (HOULE & PAYETTE, 1991), Picea mariana (CARON & POWELL, 1989b) y Pseudotsuga menziesii (OWENS, 1969).



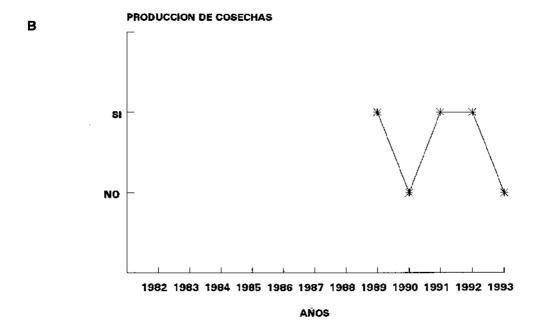


Figura 9.9: Ciclos de producción de cosecha de los árboles del pinsapar de la Sierra de Grazalema. Arriba se muestra el ciclo estimado a partir de la observación de los restos de las piñas que persistían en varias ramas. Abajo el ciclo observado mediante el conteo de los conos durante este estudio.

Durante los dos ciclos estudiados exhaustivamente, hemos comprobado que los árboles que se desarrollan en zonas más abiertas han producido mayor cosecha de piñas. En parte, esto es debido a que produjeron más conos femeninos (véase Capítulo 7), pero también a que han presentado mayores porcentajes de fructificación. Por otro lado, y como se ha expuesto en los resultados (Fig. 9.7), estos árboles aislados con altos porcentajes de fructificación presentaban a veces tan sólo un 3 % de viabilidad en sus semillas. Un hecho similar ha sido encontrado en *Pinus contorta* (SMITH, 1981) y *Picea glauca* (CARON & al., 1990).

Podría suponerse que la escasa proporción de semillas con embrión permitió a los árboles aislados transformar en piñas un mayor número de conos floríferos femeninos que los árboles de zonas densas. Sin embargo esta explicación no parece razonable si tenemos en cuenta que los conos inician su desarrollo dos meses antes de que ocurra la fecundación, y que prácticamente no existen pérdidas posteriores a ella (véase Fig. 5.13 del Capítulo 5). Las plantas no podrían, en principio, percibir el escaso número de embriones que se van a originar en esas piñas hasta dos meses después de la polinización, cuando su desarrollo está ya muy avanzado. Por lo tanto parece más lógico pensar que, sobre todo en los árboles de zonas densas (que tienen menor superficie fotosintética), se daría un fenómeno de competencia entre los conos que resultaría en un menor porcentaje de fructificación que el de los árboles aislados.

En última instancia, la escasa proporción de semillas con embrión en los árboles aislados fue originada por la falta de polen en el aire en las zonas menos densas del pinsapar, tal y como se observó al estudiar la polinización (véase Capítulo 8). Esta idea se ve apoyada por el hecho de que en estas zonas fueron los árboles que hemos llamado "totales" (con conos de los dos sexos), los que tuvieron mayores porcentajes de viabilidad, mientras que en los exclusivamente femeninos la proporción de semillas viables fue bajísima (ya que no recibieron siquiera polen propio). En conclusión, la geitonogamia (genéticamente equivalente a la autogamia) permite a los pinsapos aislados aumentar la producción de piñones viables.

En las partes densas del pinsapar, donde el polen disponible en el aire no limitó en gran medida la fecundación de los primordios seminales, el comportamiento de los árboles fue radicalmente distinto. La viabilidad de la cosecha fue alta para todos los árboles, pero los pinsapos exclusivamente femeninos tuvieron mayor proporción de semillas con embrión que los que habían producido conos de los dos sexos. Dicho de otra manera, los mayores porcentajes de viabilidad se dieron en árboles que no tenían grandes restricciones polínicas (por vivir acompañados de otros), y en los que además todos sus embriones eran alógamos (por no haber producido polen). En cambio en los pinsapos con conos de los dos sexos, habrían abortado un cierto número de embriones autógamos, causando las diferencias observadas entre árboles "totales" y "femeninos".

En muchas gimnospermas el aborto del embrión durante las primeras fases del desarrollo suele ser una consecuencia directa de la autogamia (lo que comúnmente se denomina autoinviabilidad del embrión; OWENS & al., 1991), siendo frecuentemente explicada por una acumulación de genes deletéreos recesivos (OWENS & MOLDER, 1979; SMITH, 1981; SORENSEN, 1982; VILLAR & al., 1984; CRAM, 1984; COLANGELI & OWENS, 1990a y b; OWENS & al., 1990 y 1991;

LEWANDOWSKI & al., 1991). Una explicación alternativa sería la existencia de alguna forma de autoincompatibilidad de tipo post-cigótico. Aunque la inviabilidad de los embriones por endogamia y los fenómenos de incompatibilidad tardía pueden parecer similares, en la práctica existen formas de diferenciarlos (SEAVEY & BAWA, 1986). Así, como los genes letales en homocigosis se expresan en distintos momentos de la vida de la planta, sería de esperar que la depresión por endogamia se manifestase de forma secuencial bloqueando diferentes estados del desarrollo. Por el contrario si el bloqueo se realiza siempre en un mismo momento esto podría indicar la actuación de algún mecanismo de incompatibilidad post-cigótica (SEAVEY & BAWA, 1986). En el caso de A. pinsapo los indicios encontrados sugieren más bien la existencia de depresión por endogamia, tanto por las diferencias en la viabilidad de las semillas como en el posterior desarrollo de las plántulas (véase el Capítulo 11).

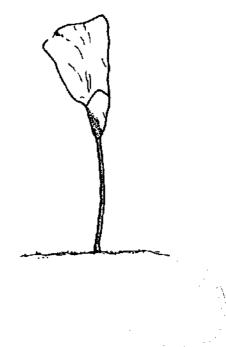
Las situaciones anteriormente expuestas tienen también otras implicaciones. Mientras que en las zonas abiertas las semillas que se producen procederían de autofecundación (al igual que en Larix occidentalis; OWENS & MOLDER, 1979), en las zonas con altas densidades de pinsapos las semillas procederían de cruces alógamos y autógamos, siendo la proporción de semillas alógamas muy alta (recuérdese que en estas zonas también fue mayor la proporción de pinsapos femeninos que en zonas aisladas, véase Capítulo 7). De esta forma, en las zonas densas se irían incorporando siempre nuevos genotipos a las siguientes generaciones, mientras que donde los árboles están dispersos los nuevos individuos serán muy parecidos genéticamente a los que existían. En poblaciones de *Picea glauca* se ha encontrado que la

densidad de la población no afecta a la tasa de endogamia, ya que el polen es transportado a grandes distancias (DENTI & SHOEN, 1988). En el pinsapo, en cambio, el polen no tiene esta capacidad de dispersión, de manera que las variaciones de densidad de la población sí afectarán a la tasa de endogamia.

El efecto descrito anteriormente tiene consecuencias importantes cuando se recolectan piñas y piñones para emplearlos en programas de reforestación. Como hemos visto, los árboles aislados tienen mayor cosecha de piñas y a menudo son también los que presentan mayor facilidad de acceso a la copa, ya que conservan todas sus ramas bajas. Esto hace que las recolectas de piñas se realicen preferentemente sobre estos árboles, siendo en gran medida un esfuerzo inútil ya que son los que menor viabilidad de semillas presentan. Para las recolecciones proponemos que se seleccionen árboles de las zonas más densas, donde las piñas con seguridad son de buena calidad.

Todas las causas anteriormente expuestas sugieren que la regeneración natural de las poblaciones poco densas de *A. pinsapo* es dificultosa, debido al bajo porcentaje de viabilidad de sus semillas, así como a su menor número. Este problema se podría ver aliviado aumentando artificialmente las disponibilidades polínicas de estos árboles durante la floración.

10. GERMINACIÓN



10.1. MATERIAL Y MÉTODOS

Para realizar los experimentos se recolectaron piñas durante el otoño de 1989 y 1991 de árboles de la Sierra de Grazalema que habían sido previamente marcados. Los piñones se extraían de las piñas y se guardaban en seco en el frigorífico a 4 C hasta el momento en que fueron sembrados.

Al manipular los piñones, observamos que las semillas menores de 60 mg frecuentemente no poseían embrión, por lo que en ningún caso podrían germinar (Tabla 9.2, Capítulo 9). Debido a ello, y antes de realizar los experimentos de siembra, quisimos comprobar este resultado y para ello seleccionamos 230 piñones menores de 60 mg, procedentes de dos árboles. Estos piñones se sembraron en febrero de 1990 sobre placas de Petri y de ellos sólo 20 germinaron (8.7%), lo que aún refuerza más la idea de que las semillas menores de 60 mg son básicamente inviables. A partir de este momento y para todas las siembras posteriores que a continuación detallamos, los piñones utilizados pesaron siempre más de 60 mg.

Para las siembras realizadas en el laboratorio se han utilizado placas de Petri estériles cubiertas con dos capas de papel de filtro, en las cuales se colocaban 10 piñones por placa. Antes de sembrar las semillas se les eliminaba el ala y se lavaban en una solución acuosa de hipoclorito sódico al 5% para evitar el desarrollo de hongos. Las placas se colocaron a una temperatura que osciló alrededor de los 20 C y se iluminaban durante 10 h diarias. Todas ellas se mantenían tapadas y los sustratos se

Germinación 204

conservaban constantemente húmedos con riegos periódicos. Un piñón se consideró germinado cuando la longitud de la raíz fue mayor de 1 mm.

Con el fin de ver la influencia que podían tener los daños producidos en la testa de los piñones al ser manipulados o al ser dispersados en el campo, sobre la tasa de germinación, elegimos una muestra de 1050 piñones procedentes de dos árboles, y aproximadamente a la mitad de ellos se les pinchó con una aguja las bolsas de resina que los recubren mientras que la otra mitad permaneció intacta, sirviéndonos de control. Ambos tipos de piñones se sembraron en placas de Petri con dos tipos de sustrato diferentes, bien con papel de filtro, o bien rellenas de tierra procedente del pinsapar. De esta manera pudimos comprobar también si el sustrato utilizado en la siembra podía tener algún tipo de efecto sobre la tasa de germinación. La siembra se realizó en febrero de 1990 y los piñones que no germinaron se guardaron de nuevo en el frigorífico hasta febrero de 1991, en que volvieron a sembrarse en placas con papel de filtro.

A fin de saber si la identidad de la planta madre que produce el piñón tiene algún efecto sobre la tasa de germinación, se eligieron semillas recolectadas en septiembre de 1991 procedentes de diez pinsapos de la Sierra de Grazalema, seis del pinsapar propiamente dicho y cuatro de la zona de baja densidad de la Reserva. A estos pinsapos se les había cuantificado previamente la floración y la fructificación (ver Capítulos 7 y 9). De cada árbol se eligieron 30 piñones y se pusieron a germinar en placas de Petri sobre papel de filtro estéril en febrero de 1992.

En noviembre de 1991 se realizaron siembras en el campo destinadas a determinar si el lugar donde se depositan las semillas afecta de alguna manera a la germinación. Para ello se eligieron tres zonas de características muy diferentes: un claro del bosque, donde la luz entra directamente durante buena parte del día y del año; una zona cercana a la anterior pero dentro del bosque, donde no entra luz directa en ningún momento del día; y finalmente, una zona llana fuera de lo que es el pinsapar propiamente dicho (Llano del Revés), donde además de llegar la luz durante todo el día existen otras muchas condiciones diferentes a las que se dan dentro del bosque.

En cada una de las tres zonas descritas se sembraron directamente sobre el suelo dos réplicas de 60 piñones cada una. Cada una de las réplicas se cubría con una caja confeccionada con malla plástica (20 x 20 x 12 cm) para evitar tanto la desaparición de los piñones como la llegada accidental de otros nuevos. Las parcelas de estudio fueron visitadas periódicamente hasta seis meses después del comienzo del experimento, anotando en cada ocasión el número de piñones que había germinado.

A la vez que se sembraron estos piñones en el campo, en el laboratorio se pusieron otros a germinar en placas de Petri con papel de filtro estéril, sirviendo estas semillas como un control del porcentaje máximo de germinación. Todos los piñones utilizados en este experimento eran de un sólo árbol situado en el Puerto del Pinar.

206

10.2. RESULTADOS

10.2.1. Efecto del daño mecánico a la testa y el tipo de sustrato sobre la tasa de germinación.

En la Tabla 10.1 se expone la proporción de semillas (todas mayores de 60 mg) que germinaron en varias combinaciones de dos tipos de tratamiento (sustrato y acción mecánica sobre la testa). Como puede observarse, la rotura de las bolsas de resina que rodean al piñón tuvo un efecto drástico sobre su capacidad de germinación. De un total de 480 piñones a los que se aplicó dicho tratamiento, tan sólo uno germinó, lo que representó una tasa de germinación del 0.2%. Por otra parte, el porcentaje de germinación de las semillas intactas sobre papel fue muy superior al de las germinadas sobre tierra (Tabla 10.1), siendo significativo el efecto del sustrato utilizado sobre la tasa de germinación de los piñones intactos ($\chi^2 = 7.8$, p < 0.01).

Sustrato	Pinchados	Germinación (%)	n
Tierra	+	0.0	230
	-	46.6	300
Papel	+	0.4	250
	-	64.0	270

Tabla 10.1: Porcentaje de germinación de los piñones mayores de 60 mg en dos tipos de sustrato, y según que se hayan dañado o no las bolsas de resina que poseen en la testa. La muestra de piñones procede de dos árboles.

Germinación 207

Cuarenta piñones intactos y 422 piñones dañados que no germinaron en 1990, volvieron a sembrarse en febrero de 1991 sobre papel de filtro. Un mes después ninguno de ellos había germinado.

10.2.2. Variaciones del porcentaje de germinación entre árboles

La germinación de los piñones mayores de 60 mg procedentes de 10 árboles de la Reserva de la Sierra de Grazalema fue muy alta (Tabla 10.2). El número medio de piñones germinados de los árboles del pinsapar fue algo mayor que el de los árboles aislados (respectivamente 26 y 23), aunque las medias no son significativamente distintas (T = 1.381, p = 0.205). Esto equivale al 86 y 76% para cada zona. También se apreció cierta tendencia de los piñones procedentes del pinsapar a

Arbol	Zona	Piñones germinados	Días transcurridos
1	В	22	53
2	В	2 5	53
3	В	24	54
4	В	21	53
5	Α	2 7	30
6	Α	23	53
7	Α	30	35
8	Α	21	25
9	Α	24	37
10	Α	30	38

Tabla 10.2: Número de piñones germinados y número de días transcurridos hasta que germinaron el 50% de los piñones sembrados, de árboles de zonas de alta (A) y de baja (B) densidad de la Sierra de Grazalema. Para todos los árboles el número de piñones sembrados fue 30.

germinar con mayor rapidez que los procedentes de árboles aislados (Tabla 10.2; 36 y 53 días para los del pinsapar y para los aislados respectivamente), aunque tampoco aquí estas diferencias llegan a ser estadísticamente significativas (T=2.9, p=0.058), posiblemente como consecuencia del bajo número de árboles empleado.

10.2.3. Efecto del lugar de siembra sobre el porcentaje de germinación.

El porcentaje de germinación de los piñones dependió en gran medida del lugar donde se colocó la muestra (Tabla 10.3). El mayor porcentaje se dió en el valle (62%), seguido del claro. En el sotobosque del pinsapar no germinó ningúno de los 120 piñones sembrados. En el control del laboratorio el porcentaje de germinación fue muy alto, prácticamente del 100%. También se apreciaron diferencias entre los dos tratamientos en cuanto a la velocidad de la germinación: en el laboratorio los piñones comenzaron a germinar 42 días después de la siembra, mientras que en el campo (tanto en el valle como en el claro) ésto no ocurrió hasta tres meses después de haber sido sembrados.

Zona	n	Germinación (%)
Valle	120	62
Claro	120	39
Sotobosque	120	0
Laboratorio	120	99

Tabla 10,3; Porcentajes de germinación de los piñones mayores de 60 mg sembrados en diferentes zonas del pinsapar de Grazalema y en el laboratorio. Todos los piñones proceden del mismo árbol.

10.3. DISCUSIÓN

Los piñones de Abies pinsapo cuyo peso supera los 60 mg tienen altos porcentajes de germinación tanto en el campo como en el laboratorio, aunque el daño mecánico producido en la testa impide totalmente la germinación (Tabla 10.1). Por los resultados obtenidos no podemos concluir cúal es la causa de este suceso, aunque es posible que la rotura de las bolsas de resina desencadene la liberación de sustancias inhibidoras de la germinación (ARISTA & al., 1992). Lo que podemos afirmar es que la ausencia de germinación no se ha debido a una mala penetración del agua en la semilla, ya que observamos que los piñones dañados se hincharon exactamente igual que los intactos. Este resultado tiene enormes implicaciones prácticas. La manipulación de los piñones, encaminada a la realización de siembras, debe ser cuidadosa para evitar posibles daños en la testa que den lugar a la falta de germinación de los piñones. Este hecho puede tener también consecuencias en los procesos de regeneración natural, en el caso de que las semillas sean dispersadas por animales vertebrados capaces de dañar las bolsas de resina (MARTIN BOLAÑOS, 1947).

El efecto del sustrato utilizado en la siembra sobre la tasa de germinación tuvo una importancia relativamente pequeña (Tabla 10.1), lo que indica que el suelo del pinsapar no produce efectos alelopáticos sobre los piñones. El menor porcentaje de germinación observado en la tierra del pinsapar debe de ser atribuído al mayor desarrollo de hongos que

pudrieron las semillas antes de que germinaran, mientras que el papel al ser un medio estéril eliminó esta posibilidad.

Las semillas de *A. pinsapo* germinan en cuanto se dan las condiciones adecuadas para ello o ya no lo harán en años sucesivos. Esto elimina la existencia de fenómenos de dormancia como los que poseen los piñones de otros abetos (por ejemplo *A. procera*; JONES & al., 1991) y descarta la posibilidad de que en la naturaleza se formen bancos permanentes de semillas. Tras la dispersión se formará un banco temporal de piñones que durará tan sólo hasta que se den las condiciones necesarias para la germinación. La rápida pérdida de viabilidad de las semillas con el tiempo, es un hecho que ocurre también en otras especies del género *Abies*, como *A. homolepis* (NAKASHIZUKA, 1989) y *A. balsamea* (HOULE & PAYETTE, 1991), así como en otras coníferas (FERREIRA & HANDRO, 1979).

La emergencia de las plántulas se realiza pues siempre en oleadas durante los meses de febrero y marzo en los años siguientes a las cosechas. El período que transcurre en el campo desde que los piñones son dispersados hasta que germinan vendrá determinado principalmente por las condiciones ambientales, entre las cuales probablemente jugarán un papel fundamental las temperaturas y la humedad del suelo. El retraso o adelanto de la germinación dependiendo de las temperaturas ha sido anteriormente descrito en *Abies lasiocarpa*, *Picea engelmanii* (KNAPP & SMITH, 1982) y *Araucaria angustifolia* (FERREIRA & HANDRO, 1979).

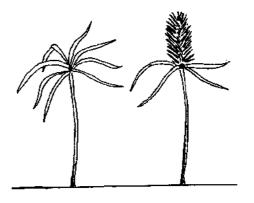
Las semillas procedentes de distintos árboles que habían sido seleccionadas por su peso, tuvieron unos porcentajes de germinación muy

altos en condiciones de laboratorio, que llegaron en algunos árboles a ser de hasta el 100%. Sin embargo, los piñones procedentes de árboles aislados, debido quizás a su origen endógamo, mostraron una cierta tendencia a una germinación menor y más lenta que los procedentes del pinsapar.

Las diferentes tasas de germinación obtenidas en una y otra zona dentro del bosque así como fuera de él, parecen ser debidas principalmente a la presencia o ausencia de humedad en el suelo más que a las diferencias de luz y temperaturas entre ellas. En otras especies forestales, las semillas son muy sensibles a la composición lumínica (fotoblastismo) y sólo germinan en determinadas zonas del bosque (VAZQUEZ-YANES & OROZCO-SEGOVIA, 1987; VAZQUEZ-YANES & al., 1990). Sin embargo, nos consta que las semillas de A. pinsapo son capaces de germinar en el sotobosque en condiciones lumínicas muy bajas, ya que en esta zona aparecen plántulas (véase Capítulo 11). La diferencia más notable entre zonas, además de la luz, fue la humedad del suelo. Posiblemente ésta halla sido la causa de que en el sotobosque no germinase ningún piñón, ya que el suelo permaneció habitualmente seco durante todo el periodo que transcurrió desde que se sembraron los piñones hasta que se produjo la germinación en otras zonas.

Fuera de la masa de pinsapos las semillas germinan bien o incluso mejor que dentro del bosque (Tabla 10.3). Sin embargo el escaso número de plántulas que sobreviven cuando aparecen las altas temperaturas primaverales y veraniegas, limita el reclutamiento de nuevas plantas en esas zonas (véase Capítulo 11).

11. PLÁNTULAS



11.1, MATERIAL Y MÉTODOS

Cincuenta y tres semillas germinadas procedentes de diez árboles de la Sierra de Grazalema (cuatro de la zona de menor densidad y seis del pinsapar; véase capítulo 10), se sembraron en turba y se regaron cada dos días hasta que las plántulas tuvieron un mes. Transcurrido ese tiempo se sacaban y se medía su longitud, así como el peso fresco de la raíz y de la parte aérea (hipocótilo más los cotiledones). Luego se secaban completamente en una estufa a 60 C y se volvían a pesar por separado la raíz y la parte aérea.

La supervivencia en condiciones naturales, así como las causas de mortalidad de las plántulas se estudiaron durante los años 1990 a 1992. El seguimiento se inició a primeros de marzo de 1990, cuando los piñones de la cosecha del 1989 llevaban un mes germinando y las plántulas tenían los cotiledones extendidos, y concluyó en marzo del 1992. Para el estudio se eligieron dos parcelas dentro del pinsapar de la Sierra de Grazalema cuyas características se esquematizan en la Fig. 11.1.

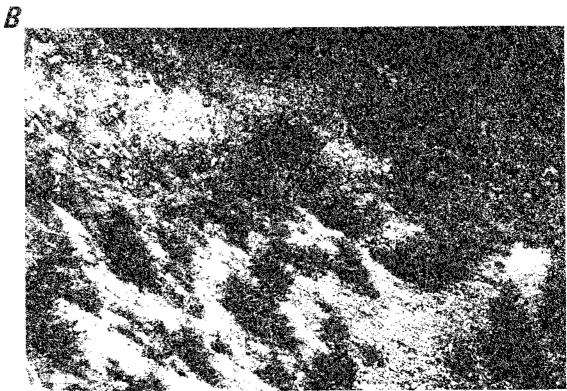
La parcela 1 se encuentra a unos 1100 m de altitud y mide 42 m de longitud por 35 m de anchura. En ella no entra la luz de forma directa en ningún momento del día y en ninguna época del año, sólo la luz difusa filtrada por el dosel de ramas de pinsapos. La vegetación de esta parcela estaba formada principalmente por pinsapos de más de 10 m de altura, con un sotobosque formado sobre todo por Daphne laureola, Rubia peregrina, Hedera helix, Iris foetidissima y Helleborus foetidus.

Plántulas 214

Figura 11.1: A. Aspecto de la parcela del sotobosque. B. Aspecto de la parcela situada en un claro de bosque. \rightarrow

Δ

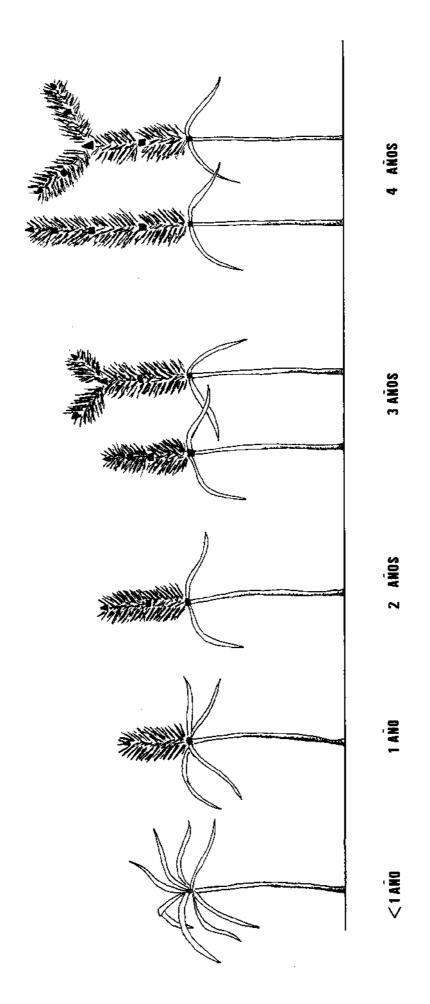




La parcela 2 está situada en un gran claro del bosque a 1050 m de altitud y mide 86 m de longitud por 19 m de anchura. Esta parcela se caracteriza por recibir luz directa durante gran parte del día. Su vegetación está formada principalmente por numerosos individuos de A. pinsapo menores de 1 m de altura, un ejemplar arbóreo de Quercus fagínea y otro de Quercus rotundifolia, así como abundante matorral con Ptilotrichum spinosum, Crataegus monogyna, Cistus albidus, Rosa canina y R. pouzinii.

La edad de las plántulas de pinsapo es fácil de estimar contando los restos de las escamas que recubrieron las yemas de los crecimientos anuales, ya que estas escamas permanecen en las plántulas durante varios años. Al tener los pinsapos sólo una época de crecimiento al año, cada verticilo de escamas corresponde a un año de vida de la plántula. En cada parcela se eligieron y marcaron las plántulas más jóvenes (menores de 5 años), estableciendo tres categorías (Fig. 11.2). La primera (A) estaba formada por aquellas plántulas recién germinadas cuya edad era menor de un año; una segunda categoría (B) incluía a las que tenían entre 1 y 2 años; y la tercera categoría (C) a las plántulas de 3 y 4 años. En ambas parcelas se marcaron todas las plántulas presentes, colocando a pocos centímetros de cada una una banderita numerada confeccionada con cinta plástica y alambre. En la parcela 1 se marcaron 231 plántulas de clase A, 48 de clase B y 16 de clase C. En la parcela 2 la muestra incluía 103 plantas de tipo A, 74 de tipo B y 77 de tipo C.

Figura 11.2: Morfología de las plántulas menores de cinco años a las que se les siguió la supervivencia. →



Cada 15-20 días se realizaba un censo en el cual se anotaba el estado de todas las plántulas. Se definieron cinco estados:

- Plántula sana, cuando todas las hojas tenían color verde.
- Plántula moribunda, cuando se le habían caído buena parte de las hojas o presentaban síntomas de clorosis.
- -Plántula muerta, y si era posible se anotaba la causa aparente de la muerte.
- -Plántula enterrada.
- -Plántula predada.

De todas las plántulas marcadas, un 2% han sido consideradas como desaparecidas, ya que encontramos las marcas tiradas no pudiendo encontrar de nuevo a las plantas a las que pertenecían. Debido a que no sabemos si han muerto o no, no las hemos considerado al analizar los datos.

11.2. RESULTADOS

11.2.1. Vigor de las plántulas

En la Tabla 11.1 se muestran las características de las plántulas de un mes, procedentes de los piñones de árboles que viven en el pinsapar propiamente dicho y de árboles que viven relativamente aislados dentro de la Reserva. En promedio, las plántulas procedentes de árboles del pinsapar eran mayores que las de los árboles aislados, aunque las diferencias sólo son significativas en lo que se refiere a la raíz (Tabla 11.2). Las plántulas procedentes de árboles aislados produjeron raíces menos desarrolladas (en longitud y en masa) que las procedentes de árboles del pinsapar.

	Baja densi	dad	Alta densidad		
Variable	χ (e.s.)	n	(e.s.)	n	
Longitud de la raíz	94.1 (4)	25	121.3 (5)	28	
Peso fresco de la raíz	48.2 (2)	25	51.8 (3)	28	
Peso seco de la raíz	6.9 (0)	25	9.2 (1)	28	
Longitud de la zona aérea	72.8 (3)	25	76.5 (2)	28	
Peso fresco de la zona aérea	139.5 (5)	25	144.1 (6)	28	
Peso seco de la zona aérea	27.2 (2)	25	30.0 (1)	28	

Tabla 11.1: Características cuantitativas de las plántulas de un mes de los pinsapos de alta y baja densidad de la S. de Grazalema. Las plántulas provienen de un total de 10 árboles, 4 aislados y 6 del pinsapar. La longitud viene expresada en mm y el peso en mg. Se dan los valores medios seguidos del error stándard (e.s.). Dentro de la zona aérea se incluye la longitud del hipocótilo mas la de los cotiledones.

Variable dependiente	Fuente de variación	g.l.	СМ	F	Significación
Longitud de la raíz	L	1	6636.2	14.0	0,001 ***
	A(L)	8	461.8	0.9	0.460 ns
	Error	43	472.8		
Peso seco de la raíz	L	1	71.5	13.8	0.001 ***
	A(L)	8	15.8	3.0	0.008 **
	Error	43	5.1		
Longitud parte aerea	L	1	16.6	0.1	0.751 ns
	A(L)	8	177.6	1.0	0.392 ns
	Error	43	163.7		
Peso seco parte aerea	L	1	149.5	1.7	0.187 ns
	A(L)	8	86.3	1.0	0.424 ns
	Error	43	83.3		

ns, no significativo; ** significativo para p < 0.01 y *** significativo para p < 0.001

Tabla 11.2: Análisis de varianza que comparan el crecimiento de plántulas procedentes de árboles del pinsapar y de árboles aislados de la Reserva. Cada ANOVA recoge el efecto de la localización de los árboles (L) y el del árbol individual (A), anidado bajo L.

11.2.2. Supervivencia

En los piñones germinados en el campo, se siguió la supervivencia hasta que transcurrieron seis meses. Como puede observarse en la Tabla 11.3, en cualquier momento el mayor porcentaje de supervivencia se daba en el claro del bosque. Las plántulas del valle murieron con gran rapidez, y sólo en los 15 primeros días la mortalidad llego al 78%. En el mismo periodo de tiempo, la mortalidad en el claro

sólo fue del 43%. Trascurridos seis meses en el Llano del Revés no sobrevivía ninguna plántula, mientras que en el claro aún quedaban vivas cuatro.

		Supervivencia (%)		
Zona	Nº de plántulas inicial	15 días	30 días	180 días
Valle	74	22	19	0
Claro bosque	47	57	55	8
Laboratorio	119	100	100	100

Tabla 11.3:Porcentajes de supervivencia de plántulas procedentes de piñones mayores de 60 mg, germinadas en distintas zonas de la Reserva de Grazalema, a los 15, 30 y 180 días tras la germinación. El primer censo corresponde a finales de marzo, el segundo a mediados de abril y el tercero a finales de septiembre.

Los porcentajes de supervivencia de las plántulas menores de cinco años marcadas en un claro del bosque y en el sotobosque se muestran en la Fig. 11.3. En ambas zonas, son las plántulas más jóvenes las que tuvieron más mortalidad, mientras que las de 2 a 4 años prácticamente sobrevivieron todas.

El porcentaje de mortalidad de las plántulas más pequeñas fue significativamente menor en el claro del bosque que en el sotobosque ($\chi^2 = 6$, p < 0.05; Fig. 11.3). Una vez que las plántulas alcanzan los dos años de edad, el sitio no parece ser ya tan importante siendo estadísticamente indiferenciables los porcentajes de mortalidad en las dos zonas ($\chi^2 = 0.28$, p > 0.05). Por lo tanto las plántulas que se encuentran en sitios abiertos dentro del bosque tienen mayor probabilidad de

sobrevivir durante el primer año que aquellas que se encuentran en las zonas más cerradas.

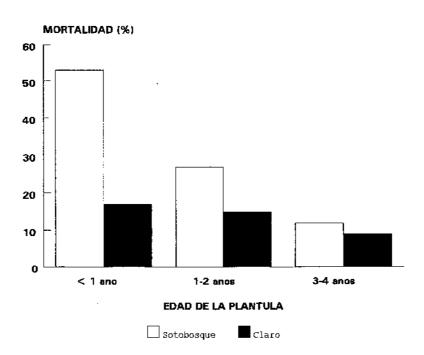
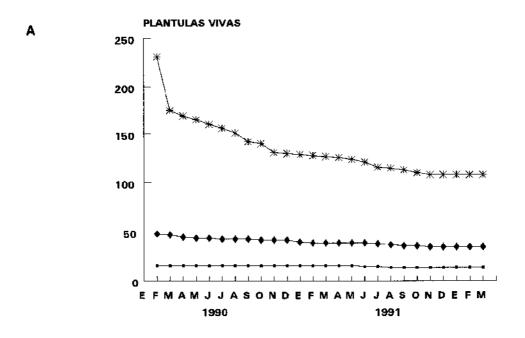


Figura 11.3: Porcentajes de mortalidad de plántulas de pinsapo en dos hábitats diferentes dentro del pinsapar tras dos años de seguimiento. La mortalidad de las plántulas menores de un año difiere entre zonas (χ^2 = 6, p < 0.05), pero no las de las plántulas mayores de un año (χ^2 = 0.28, p > 0.05).

En la Fig. 11.4 A y B se muestra el número de plántulas de pinsapo de cada una de las categorías de edades que sobrevivieron mensualmente a lo largo de los dos años de seguimiento. Como puede observarse, excluyendo los primeros meses tras la germinación cuando hay mortalidad elevada, las plántulas murieron de forma homogénea a lo largo del año no pudiéndose observar incrementos de mortalidad durante ningún mes en concreto.



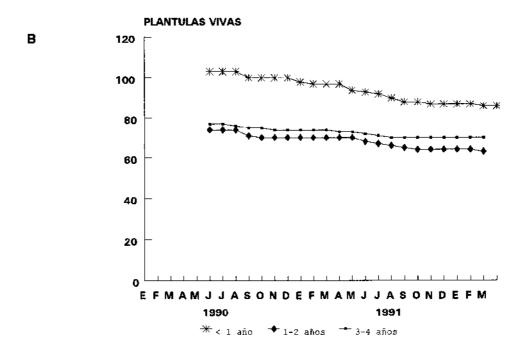


Figura 11.4: Número de plántulas que sobrevivieron en el sotobosque (A) y en un claro de bosque (B) a lo largo de dos años de estudio.

Las causas más importantes de muerte entre las plántulas se resumen en la Tabla 11.4. El 95% de las plántulas que murieron durante el seguimiento lo hicieron tras amarillear las hojas y caer éstas al suelo, secándose finalmente la plántula de forma completa. El amarilleamiento de las hojas puede comenzar a aparecer incluso un año antes de que la plántula muera, aunque lo más frecuente es que ésta se seque en tan sólo 15 o 30 días. El resto de las plántulas muertas durante el estudio lo fueron por enterramiento y por predación (Tabla 11.4). Hemos podido observar que el enterramiento de las plántulas debido a piedras o tierra que se deslizan sobre ellas tras las lluvias es un hecho muy frecuente, y que generalmente no conlleva a la muerte de la plántula. De hecho de todas las plántulas que quedaron enterradas sólo murió un porcentaje muy pequeño, encontrándose el resto en perfecto estado. Las pocas plántulas que murieron por predación, fueron destruídas por vertebrados que removían el terreno (presumiblemente jabalíes). Aunque no hemos observado daños importantes causados por invertebrados, sí hubo un pequeño porcentaje de plántulas (3%) cuyas yemas fueron infectadas por pulgones durante la

		Causa de la muerte			
Edad	n	Amarilleamiento	Predación	Enterramiento	
< 1 año	140	95.7	1.4	2.8	
1-2 años	24	91.6	8.3	0	
3-4 años	9	100.0	0	0	

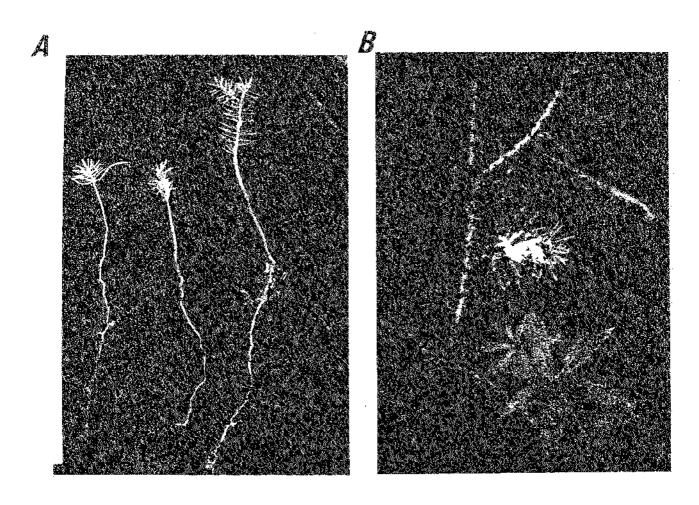
Tabla 11.4: Porcentajes de mortandad y causa aparente de la muerte en plántulas de diversas edades durante dos años consecutivos de estudio, n es el número de plántulas muertas de cada edad.

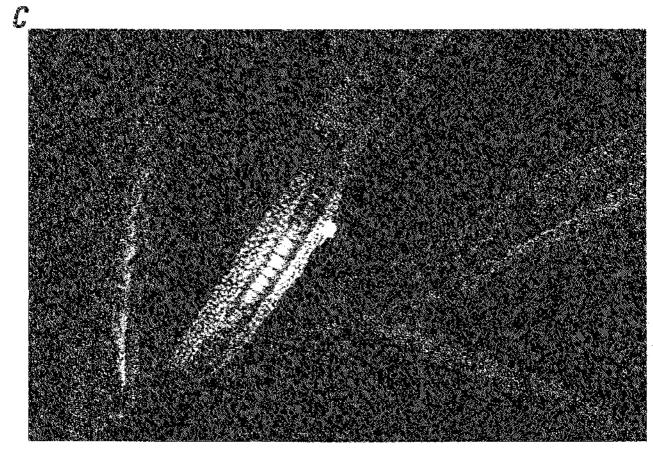
Plántulas 226

elongación, es decir a finales de mayo (Fig. 11.5 B). A causa de estos pulgones los nuevos tallos se recurvan y terminan secándose. Sin embargo las plántulas sobreviven al ataque, posiblemente ayudadas por la larva de un Díptero de la familia Syrphidae, muy parecida a las acículas jóvenes de pinsapo (Fig. 11.5 C), que se alimenta de los pulgones.

Plántulas 227

Figura 11.5: A- Morfología de las plántulas. B- Daños causados por pulgones sobre las yemas de pinsapo. C- Aspecto de la larva de la familia syrphidae sobre acículas jóvenes de pinsapo. →





11.3. DISCUSIÓN

Las plántulas procedentes de las semillas de árboles aislados produjeron plántulas menos vigorosas que las de los pinsapos del bosque. Esto sugiere el posible origen autógamo de estas semillas (véase Capítulo 8), que se traduce en una pérdida de vigor de la plántula ya desde sus primeros estados de desarrollo, frente a las de procedencia alógama. En igualdad de condiciones de siembra las plántulas alógamas tuvieron raíces más largas, lo que podría indicar que en el campo pueden llegar a capas más profundas del suelo antes de que comience el verano y con él la sequía, aumentando sus probabilidades de sobrevivir. La menor eficacia de plántulas de procedencia endógama como consecuencia de depresión de endogamia ha sido ampliamente descrita en coníferas (SEDGLEY & GRIFFIN, 1989; CRAM, 1984; SORENSEN, 1992).

Al igual que ocurre en muchas otras especies (BARBOUR & al., 1990), los meses inmediatamente posteriores a la germinación son críticos para la supervivencia de las plántulas. Por otro lado, el ambiente de los claros parece ser especialmente favorable para su establecimiento. Posiblemente las condiciones de humedad, luz y temperatura sean de vital importancia durante esta primera fase de la vida de la plántula. En algunas coníferas se ha demostrado que es la temperatura del aire a 6 cm del suelo la que influye sobre la supervivencia (KASHIWAGI, 1991). En general, el porcentaje de plántulas que de una forma u otra consigue sobrevivir es alto, si se compara con el de otras especies de coníferas como *Picea abies*

(donde el porcentaje de mortalidad durante el primer año llega a ser hasta del 99%; LEEMANS, 1991) o *Pinus taeda* (DE STEVEN, 1991a y b).

La mayor mortalidad de las plántulas durante los dos años de estudio se ha debido a lo que hemos llamado muerte lenta o amarilleamiento. Si bien, en base a nuestros estudios, no podemos conocer exactamente la causa de este tipo de muerte, pueden avanzarse varias hipótesis. Por ejemplo, es sabido que las plántulas de muchas especies arbóreas establecen relaciones simbióticas con hongos del suelo, los cuales ataque de protegen del estrés hídrico patógenos V del (CHAKRAVARTY & HWANG, 1991; THOMSON & al., 1990; GRIFFITH & al., 1990; RAVEN & al., 1991). La ausencia de micorrizas podría originar la muerte de las plántulas cuyo efecto inmediato es el amarilleamiento tal y como hemos observado, pero ello no nos parece lógico ya que las que sí sobreviven se desarrollan en el mismo sitio, a veces incluso a escasos centímetros de distancia. Nos parece mucho más probable que esas muertes se deban a que las plántulas no han podido encontrar grietas en la roca por donde sus raíces pudiesen penetrar y llegar a capas más húmedas y profundas. Una vez transcurridos los primeros meses de vida de las plántulas la mortalidad se produce, de forma escalonada a lo largo del año y no aumenta en los meses más secos del verano. Ello podría indicar que al menos dentro del bosque existe un ambiente húmedo durante todo el año, no habiendo un período marcadamente desfavorable. Sin embargo, las plántulas que crecían fuera del pinsapar (Llano del Revés), murieron rápidamente en cuanto comenzó la primavera y el verano, seguramente debido al estrés hídrico ya que estaban a pleno sol. En otros abetos como Abies concolor y A. magnifica,

la sequía es también una fuente importante de mortalidad de las plántulas durante su primer año de vida (BARBOUR & al., 1990).

Con respecto a las otras causas de mortalidad, cabe señalar que, afortunadamente, en la Sierra de Grazalema las plántulas no están sometidas a una fuerte presión de hervíboros, por lo que una vez pasado el periodo crítico la esperanza de vida aumenta considerablemente.

12. ESTRUCTURA Y DINÁMICA



12.1. MATERIAL Y MÉTODOS

12.1.1. Densidad del pinsapar y frecuencias de los distintos tamaños

Para estimar la densidad y la estructura de tamaños de los pinsapos que viven en la Sierra de Grazalema, se realizaron 176 transectos distribuídos por la ladera N de la Sierra del Pinar desde las zonas altas hasta el valle (el transecto más alto se hizo a 1350 m y el más bajo a 750 m). Para realizarlos se extendía un cinta métrica de 25 m de longitud, y se muestreaban todos los pinsapos que quedaban a menos de un metro de la cinta, por lo que la superficie muestreada era de 50 m². En cada uno se anotaba la altitud, se contaban todos los pinsapos menores de 1 m, y a los mayores se les medía el perímetro del tronco a un metro de altura. Los árboles muertos que permanecían en pie formando parte de la estructura del bosque se midieron también a un metro de altura cada vez que aparecían dentro de un transecto. Las zonas más densas del bosque y los claros se muestrearon por separado aunque empleando la misma metodología. Consideramos como claros aquellas zonas de más de 10 m² sin grandes árboles o, que en caso de tenerlos, no solapaban sus copas. En total se muestreó una superficie de 8800 m² de los que 1700 m² corresponden a claros. El número total de pinsapos censados fue 3030, de los cuales 174 estaban muertos.

Se realizaron además cuatro transectos en Sierra de las Nieves en los que se censaron 58 pinsapos y otros cuatro en Sierra Bermeja donde se censaron 139, de los cuales dos estaban muertos.

12.1.2. Estimaciones de la edad

Con el fin de conocer la estructura de edades del pinsapar de la Sierra de Grazalema hemos necesitado hallar la relación que hay entre el tamaño de la planta y su edad. Para ello nos hemos basado en el hecho de que Abies pinsapo, como la mayoría de las coníferas, sólo tiene una época de crecimiento al año. En cada crecimiento se forma una anillo de xilema y otro de floema, por lo que mediante el conteo de uno de estos dos tipos de anillos podemos conocer el número de años de crecimiento de la planta, lo que será una buena estimación de la edad.

Para el muestreo hemos asignado los individuos a una de las siguientes categorías de tamaño.

Plántulas.- Para estimar su edad contamos el número de restos de las escamas de las yemas de crecimiento anuales, tal y como se explicó en el capítulo 11. A estas plántulas se les midió el perímetro en la base del tallo utilizando para ello un pie de rey.

Individuos juveniles.- A estas plantas, cuya altura estaba comprendida entre 15 cm y 1 m, no pudo estimarseles la edad a partir de los restos de escamas y, como su tamaño tampoco permitía el uso de un sacatestigos, fue necesario cortarlos a ras del suelo y llevarlos al laboratorio. Una vez allí se medía el perímetro en la base del tallo y se pulía la zona de corte para contar el número de anillos. El número de pinsapos empleados de esta categoría fue de 29.

Árboles vivos.- Para estimar su edad se utilizaron sacatestigos que se introducían perpendicularmente en el tronco del árbol a un metro de

altura. Dependiendo del diámetro del tronco se utilizaba un sacatestigo de 20 ó 40 cm de longitud, procurando alcanzar el centro del tronco. Los testigos extraídos, de 5 mm de diámetro, se guardaban en tubos de plástico numerados y la herida causada por el sacatestigos se sellaba con silicona estéril. A continuación se medía el perímetro del tronco a un metro de altura y se marcaba el árbol a fin de no volver a utilizarlo. Los testigos obtenidos se pulían en el laboratorio y se les contaba el número de anillos bajo la lupa.

Árboles muertos.- A estos árboles se les midió el perímetro a un metro de altura y a continuación se derribaron con la ayuda de una motosierra. De cada uno de ellos se cortó una sección de tronco a un metro de la base que se llevó al laboratorio, donde se lijaron y se les contó el número de anillos de floema.

La relación entre el perímetro del tronco y número de anillos se estudió por medio de regresiones lineares y análisis de covarianza, para los cuales las variables fueron transformadas logarítmicamente.

12.2. RESULTADOS

12.2.1. Densidad del pinsapar y frecuencias de los distintos tamaños

En promedio, la densidad de individuos de *Abies pinsapo* en la Sierra del Pinar es de 5 árboles cada 50 m² ($\bar{x} = 5 \pm 0.3$; n = 176 transectos). Esta estimación sólo considera las plantas mayores de un metro de altura. La densidad varía altitudinalmente, siendo las zonas menos densas las que están a menos de 800 m o a más de 1300 m (Tabla 12.1). La zona más cerrada de todo el bosque se encuentra entre los 900 y los 1000 m, donde podemos encontrar hasta 22 árboles en 50 m².

	Altura	Altura > 1 m		Altura < 1 m		
Altitud (m)		min-Max	$\bar{x} \pm e.s.$	min-Max	n	
750- 800	2 <u>+</u> 1	0 - 14	8 ± 4	0 - 56	15	
800- 900	6 ± 2	0 - 17	13 ± 6	0 -112	17	
900-1000	10 ± 2	0 - 22	4 ± 2	1 - 15	8	
1000-1100	5 \pm 2	0 - 12	7 ± 4	1 - 31	7	
1100-1200	5 ± 0	0 - 16	13 ± 2	0 - 72	69	
1200-1300	5 ± 0	0 - 11	15 ± 5	0 -156	40	
1300-1350	3 ± 1	0 - 8	3 ± 1	0 - 9	20	

Tabla 12.1: Variación altitudinal del número de individuos arbóreos y juveniles por transecto, de *Abies pinsapo* en la Sierra del Pinar de Grazalema. Se da la media seguida del error estándard. n es el número de transectos muestreados a cada altura. Cada transecto comprende una superficie de 50 m².

En el pinsapar, el número de individuos juveniles (menores de 1 m de altura) es muchísimo mayor que el de árboles mayores de un metro, distribución de frecuencias origina una lo extraordinariamente sesgada (Fig. 12.1). De los 2856 individuos vivos censados, aproximadamente el 69% eran juveniles. El 31% restante (879 árboles) comprende a los pinsapos mayores de un metro de altura, algunos de los cuales aún no tienen edad reproductora. Estos árboles han sido caracterizados en base al perímetro del tronco, y la distribución de frecuencias se muestra en la Fig. 12.1. Esta distribución es relativamente homogénea, sin una moda bien definida. En conjunto, hay escasez relativa de árboles mayores de un metro de perímetro de tronco, siendo el perímetro medio de 93 ± 5 cm (n = 879). El pinsapo de mayor tamaño encontrado tenía un perímetro de tronco de 310 cm.

La estructura de tamaños es muy heterogénea horizontalmente, de manera que los individuos juveniles (menores de 1 m) abundan especialmente en ciertas zonas. En las zonas más abiertas del pinsapar, por ejemplo, casi el 100% de los pinsapos son individuos juveniles (Fig. 12.2 B). En las zonas más cerradas, por el contrario, este porcentaje desciende aproximadamente al 60%.

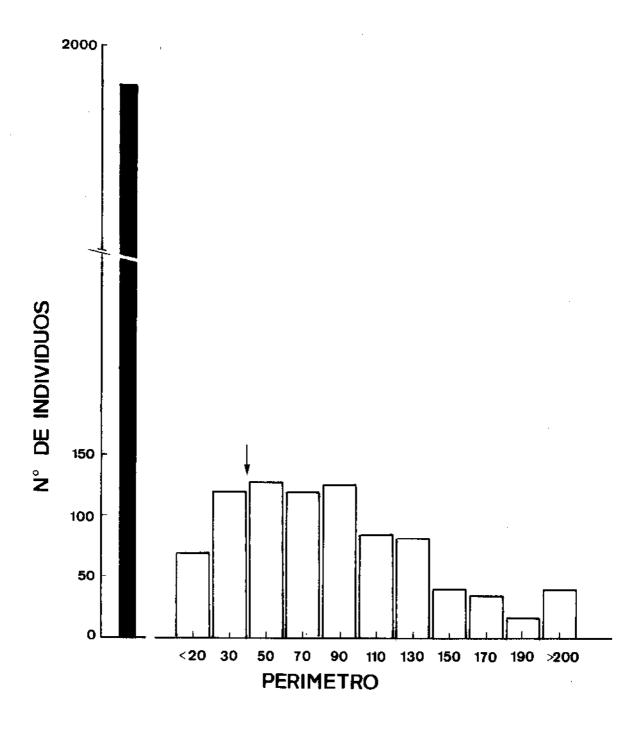


Figura 12.1: Distribución de frecuencias de los tamaños de los pinsapos de la Sierra de Grazalema mayores de 1m de altura, estimada a partir del muestreo sobre un total de 8800 m en transectos de 50 m², realizados desde los 750-1350m de altitud en la Sierra del Pinar de Grazalema. n = 2856 plantas. Cada intérvalo se ha representado mediante la marca de clase. La barra negra indica el número de individuos menores de un metro de altura. Las clases de tamaño situadas a la derecha de la flecha representan los individuos en edad reproductora.

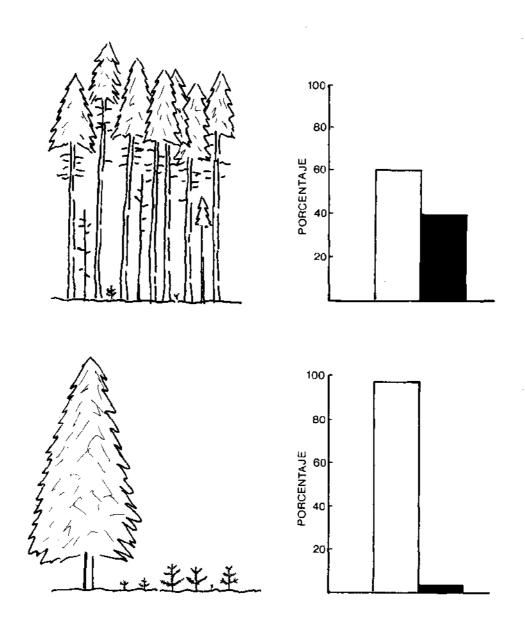


Figura 12.2:Proporción de pinsapos mayores (en negro) y menores (en blanco) de un metro de altura en las zonas densas (A) y en claros de bosque (B) del pinsapar de Grazalema.

La mayor proporción de individuos jóvenes en las partes menos densas del bosque genera además un cierto patrón de variación altitudinal (Fig. 12.3). Como la zona con mayor densidad de pinsapos adultos se desarrolla entre 900 y 1000 m (Tabla 12.1), es en esta parte del bosque donde más escasean las plantas jóvenes. En cambio en las zonas cercanas a la cumbre del San Cristobal (más de 1200 m), y sobre todo en las partes bajas (menos de 800 m) los individuos juveniles dominan claramente (Fig. 12.3).

La estructura de tamaños encontrada en Sierra de las Nieves y en Sierra Bermeja se muestra en la Fig. 12.4 A y B. En Sierra de las Nieves el número de individuos menores de un metro de altura fue extremadamente bajo y el perímetro medio de los pinsapos mayores de un metro fue de 38.5 ± 3 cm (n = 50; Fig. 12.4 A). Por el contrario, en Sierra Bermeja el número de individuos juveniles fue muy alto (Fig. 12.4 B). La distribución de tamaños de los pinsapos mayores de un metro muestra una moda bien definida en los individuos que tienen entre 40 y 60 cm de perímetro, siendo la media de 56 ± 5 cm (n = 49).

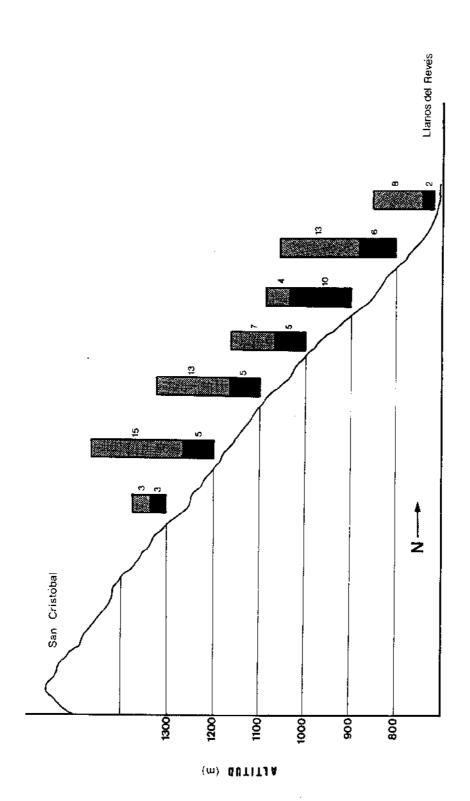
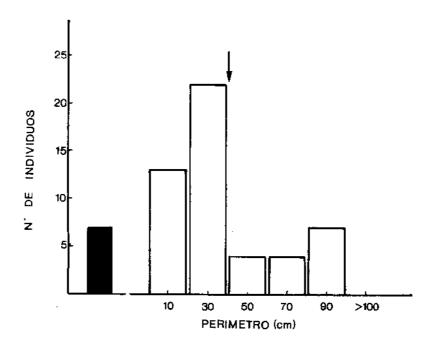
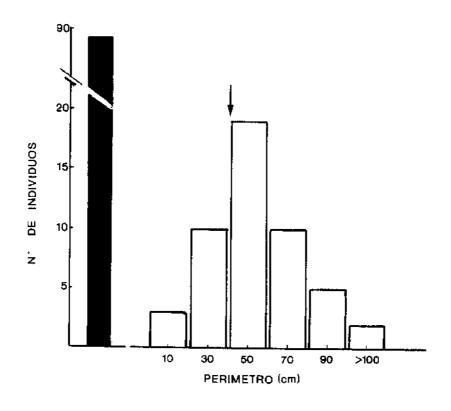


Figura 12.3: Variación altitudinal de las proporciones de pinsapos menores (en punteado) y mayores de un metro de altura (en negro). Los números indican el número medio de individuos por transecto en cada altitud.

Figura 12.4: Distribución de frecuencias del número de pinsapos mayores de 1m de altura de la Sierra de las Nieves (A) y de Sierra Bermeja (B). Cada intervalo se denota por la marca de clase. La barra negra indica el número de individuos menores de 1m de altura. Las clases de tamaños situadas a la derecha de la flecha representan los individuos en edad reproductora. →





12.2.2. Estimaciones de la edad

Para un total de 171 pinsapos hemos determinado el número de anillos de crecimiento (una buena estimación de la edad) al mismo tiempo que el perímetro del tronco. La muestra incluye tanto individuos juveniles como adultos y, dentro de éstos, árboles vivos y muertos.

El número de anillos dentro de la muestra osciló entre 5 y 73, y el perímetro entre 0.31 y 310 cm. Ambas variables están positiva y fuertemente correlacionadas, y la relación adopta forma lineal si se emplean sus transformaciones logarítmicas (Fig. 12.5). Para los pinsapos menores de un metro de altura, el valor del coeficiente de correlación de Pearson entre el número de anillos y el perímetro del tallo a ras del suelo es r = 0.806, p < 0.001, n = 50 (Fig. 12.5 A). De forma que mediante la siguiente recta de regresión se puede calcular la edad de un planta a partir del perímetro del tallo: Log NA = 1 + 0.321 Log P, donde NA es el número de anillos y P el perímetro medido en centímetros. Como puede verse en la Fig. 12.5 A, muchos de los pinsapos menores de un metro de altura llegan a tener hasta más de 20 años (Fig. 12.6).

En el caso de los árboles adultos vivos también están fuertemente correlacionados el perímetro y el número de anillos (Fig. 12.5 B; r = 0.771, p < 0.001, n = 82). La regresión lineal entre las variables adopta la forma: Log NA = 0.59 + 0.52 Log P. El mayor pinsapo que hemos encontrado vivo tenía 146 años. En el caso de los árboles muertos que permanecen en pie también se da una relación lineal entre el perímetro y el número de anillos (r = 0.681, p < 0.001, n = 39; Fig. 12.5 C), siendo en este caso la regresión: Log NA = 0.81 + 0.52 Log P.

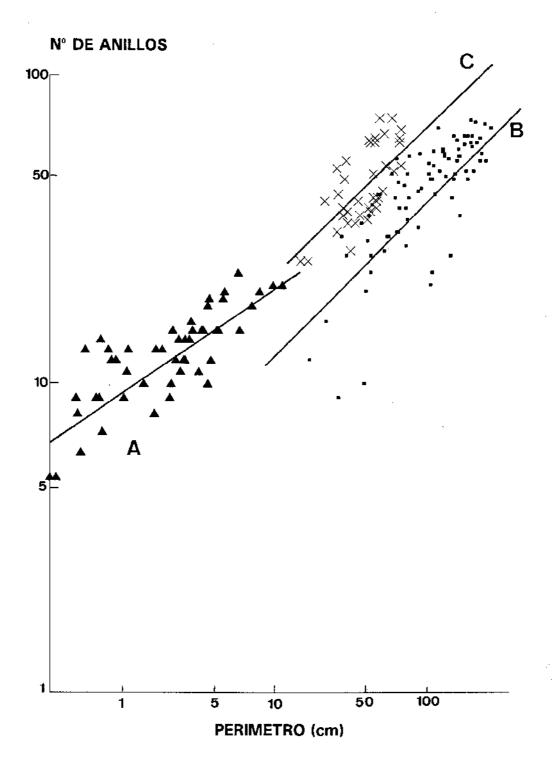
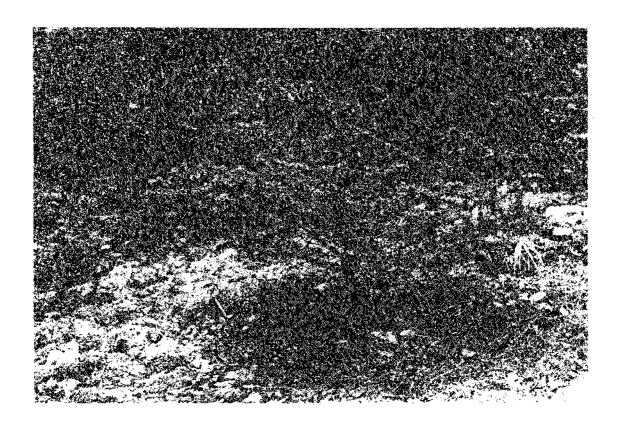
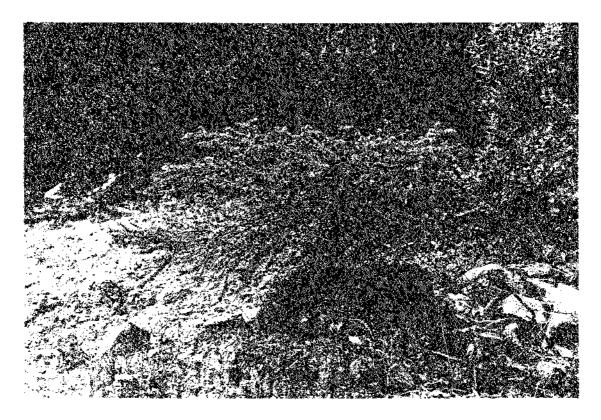


Figura 12.5: Regresiones lineares entre el número de anillos y el perímetro (cm). Nótese que la escala es logarítmica. A-Pinsapos menores de 1m de altura. El perímetro está tomado en la base del tallo. B-Pinsapos mayores de un metro de altura vivos. El perímetro se ha tomado a un metro del suelo. C-Pinsapos mayores de un metro de altura muertos. El perímetro se ha tomado a un metro del suelo.

Figura 12.6: Aspecto de pinsapos que sufren supresión del crecimiento. Como puede observarse tienen apariencias juveniles a pesar de que algunos tienen hasta 20 años. →





Curiosamente, si compararamos las regresiones obtenidas para los árboles vivos y para los muertos que continúan en pie (fig. 12.5 B y C), podemos observar que árboles del mismo tamaño, son de diferente edad según que estén vivos o muertos. A igualdad de perímetro los pinsapos muertos tienen en general mayor edad que los vivos, lo que indica que el crecimiento de estos árboles ha sido mucho más lento que el de los que continúan vivos. Los resultados de un análisis de covarianza que analiza este hecho muestra que las pendientes de ambas regresiones son comparables, siendo altamente significativo el efecto que tiene el tipo de árbol (vivo o muerto) sobre la medida del perímetro (Tabla 12.2).

R = 0.757 n = 121

Variable	gl	МС	F	р
Log. del perímetro	1	1.965	156.9	< 0.001
Tipo de árbol (vivo o muerto)	1	0.891	71.1	< 0.001
Error	118	0.013		

Tabla 12.2: Análisis de covarianza para la relación número de anillos-perímetro del tronco en los árboles vivos y muertos de *Abies pinsapo* en la Sierra del Pinar de Grazalema, gl son los grados de libertad y MC es la media de la suma de cuadrados.

La frecuencia de edades de los pinsapos muertos que continúan en pié se muestra en la Fig. 12.7. Como se desprende de dicha figura, casi el 70% de este tipo de árboles murió antes de alcanzar los 40 años de edad. El mayor pinsapo encontrado de estas características tenía

aproximadamente 139 años. Estos pinsapos que continúan en pie después de muertos sólo fueron encontrados en las zonas más densas del bosque y nunca en los claros o en las partes más abiertas.

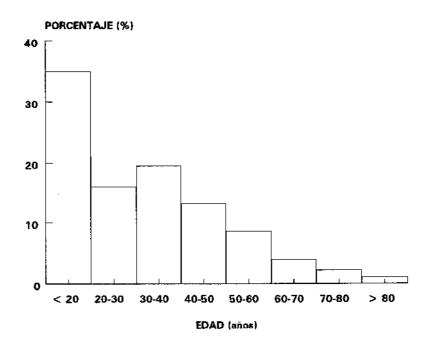


Figura 12.7: Distribución de las clases de edades de los pinsapos muertos que continúan en pie en la Sierra de Grazalema. n = 174. La edad se ha calculado a partir de la ecuación: Log. número de anillos = 0.81 + 0.52 Log. perimetro (cm).

12.3. DISCUSIÓN

La distribución de tamaños que hemos observado en la Sierra del Pinar de Grazalema no se asemeja a las distribuciones en forma de L que se encuentran normalmente en los bosques naturales, en los cuales el número de individuos disminuye conforme aumenta su tamaño (TAYLOR & HALPERN, 1991; MAZUR, 1989a). En el pinsapar, los individuos más abundantes son, con mucho, los que tienen menos de un metro de altura, sin embargo hay una frecuencia semejante de todas las clases de tamaños comprendidas entre 20 y 100 cm de perímetro. Esto nos sugiere que los árboles han estado sometidos a un entresacado selectivo, con eliminación de las plantas de mayor tamaño, dando lugar a una estructura de tamaños poco habitual como la que actualmente se observa.

Los individuos de *Abies pinsapo* no parecen ser muy longevos. El individuo de mayor edad que hemos encontrado vivo tenía 146 años, lo que concuerda con los datos de XIMENEZ & GONZALEZ-ARNAO (1962), quienes dan una edad media para esta especie de 100-120 años. En general los abetos no parecen ser árboles demasiado longevos dentro de las coníferas, ya que las edades que con mayor frecuencia encontramos en la bibliografía oscilan entre los 100 y 150 años (XIMENEZ & GONZALEZ-ARNAO, 1962; HOULE & PAYETTE, 1991; MAZUR, 1989a). Hay algunas excepciones, como por ejemplo *A. firma* que en algunos hábitats puede llegar hasta los 600 años (SUZUKI & TSUKAHARA, 1987). En el otro extremo encontramos especies como *Cryptomeria japonica*

(Taxodiaceae) cuyos individuos frecuentemente llegan a tener 1500 años, aunque su máximo es 3000 (SUZUKI & TSUKAHARA, 1987).

Dentro del pinsapar, los individuos juveniles tienen un aspecto totalmente diferente según donde estén viviendo. Los que están en los claros poseen una gran cantidad de ramificaciones y de hojas y son muy robustos. Los que se encuentran bajo otros árboles, por el contrario, están escasamente ramificados, sus tallos son muy delgados y tienen pocas hojas, presentando un aspecto débil (lo que se denomina supresión del crecimiento). Este hecho, provocado por las bajas intensidades lumínicas, es muy frecuente en las coníferas (BATES & ROESER, 1928; SUZUKI & TSUKAHARA, 1987; SPIES & al., 1990; WILLIAMS & JOHNSON, 1990; LEEMANS, 1990 y 1991; QUINGHONG & HYTTEBORN, 1991), así como en otras muchas especies que viven en bosques (ALEXANDRE, 1982). Las especies del género Abies, concretamente, parecen ser medianamente tolerantes a la sombra sufriendo muchas de ellas supresión de crecimiento (BATES & ROESER, 1928; MOLONEY, 1986; NAKASHIZUKA, 1989; HOULE & PAYETTE, 1991; TAYLOR & HALPERN, 1991; WILSON, 1991; LERTZMAN & KREBS, 1991), siendo imprescindible la creación de nuevos claros para que se produzca la regeneración del bosque.

Aunque las plántulas y árboles juveniles de Abies pinsapo sobreviven en bajas intensidades lumínicas, su tasa de crecimiento disminuye. Esto lo demuestra la existencia de pinsapos de pequeño tamaño que son relativamente viejos, tal y como encontramos en el pinsapar de Grazalema (VEBLEN, 1986). Aunque estos individuos resisten en condiciones de baja luminosidad durante un tiempo determinado, la

persistencia de esa situación conlleva a su muerte. El resultado son los árboles que hemos encontrado muertos en pie dentro de las zonas densas del pinsapar, y cuyo tamaño era mucho menor de lo que correspondería a un árbol de crecimiento normal. El periodo de persistencia en el sotobosque en malas condiciones lumínicas parece ser alrededor de 40 años. En otras coníferas (Abies firma, Cryptomeria japonica y Tsuga sieboldii), las plantas que sufren supresión del crecimiento pueden sobrevivir tan sólo hasta los 20 años, lo que indicaría menor tolerancia a la sombra (SUZUKI & TSUKAHARA, 1987). Sin embargo, durante el tiempo que estos individuos permanecen vivos constituyen un banco permanente de plantas que en cualquier momento pueden incorporarse al dosel (MAZUR, 1989b). Esto ocurriría si se producen aberturas en el bosque que den lugar a nuevos claros (ALEXANDRE, 1982).

La alta frecuencia de individuos menores de 20 años de edad y de 40 cm de perímetro a un metro de altura dentro del pinsapar de Grazalema, nos permiten asegurar que la población está en "fase de regeneración" (MOLONEY, 1986) al menos dentro del pinsapar propiamente dicho. Así, aunque resulta imprescindible la formación contínua de espacios abiertos, la enorme cantidad de individuos juveniles aseguran que cuando ésto ocurra la colonización será rápida. Por el contrario, en las zonas poco densas de la Reserva de la Sierra de Grazalema, es muy difícil encontrar individuos juveniles de pinsapo, lo que indica que prácticamente no hay reclutamiento de nuevas plantas. En estas zonas, por lo tanto, la población de *Abies pinsapo* parece estar en "fase degenerativa" (MOLONEY, 1986), con los problemas que eso puede suponer para la expansión de la especie por esas zonas.

Con respecto a los otros dos pinsapares, aunque los datos de que disponemos son escasos, se puede observar que en Sierra de las Nieves hay una proporción de individuos juveniles extremadamente baja (sólo 8 en 200 m²), lo que indica una baja tasa de reclutamiento de nuevas plantas posiblemente causada por el intenso ramoneo (observación personal), así como a las podas sucesivas a las que han sido sometidos estos árboles y que han disminuído de forma importante la producción de conos masculinos (véase capítulo 7) y como consecuencia la viabilidad de los piñones. En Sierra Bermeja la estructura de tamaños de los pinsapos arbóreos es poco común, va que sigue una distribución normal en vez de una distribución en L como ocurre en las poblaciones naturales (TAYLOR & HALPERN, 1991; MAZUR, 1989a), lo que podría deberse a un entresacado selectivo de los árboles de más de 60 cm de perímetro. El porcentaje de pinsapos juveniles es muy alto, tal y como ocurre en Sierra de Grazalema. Sin embargo, también en esta sierra los pinsapos juveniles presentan síntomas de ramoneo por herviboros, hecho que no ocurre en Grazalema donde las plántulas están protegidas del ataque del ganado. Estos datos podrían sugerir que la mancha de pinsapos estudiada en Sierra de las Nieves está en "fase degenerativa" por la baja tasa de reclutamiento de nuevos individuos (MOLONEY, 1986). La población de Sierra Bermeja parece encontrarse en mejores circunstancias aunque la predación de sus plántulas hace que ni la tasa de reclutamiento ni la regeneración sean comparables con la del pinsapar de la Sierra de Grazalema. En definitiva, ninguna de las tres poblaciones posee un perfil demográfico que pudieramos llamar "natural", aunque la población de Sierra de Grazalema es la que, con diferencia, parece encontrarse en mejores condiciones.

13 DISCUSIÓN GENERAL

13.1. ASPECTOS REPRODUCTIVOS QUE CONDICIONAN LA EXPANSIÓN DE LA ESPECIE.

El principal problema que encuentra Abies pinsapo para extender su área actual es fundamentalmente la falta de viabilidad de las semillas, la cual es provocada en gran medida por los efectos que la densidad de la población causan sobre su reproducción.

La densidad a la que se encuentran los individuos que componen una población influye directamente sobre su reproducción, ya que muy frecuentemente la polinización se ve afectada cuando los árboles desperdigados bajas densidades 1982; están en (REGAL, WHITHEHEAD, 1983). La anemofilia es una polinización poco dirigida que necesita la producción de grandes cantidades de polen para asegurar el éxito del suceso (FAEGRI & VAN DER PIJL, 1979; WILLSON, 1983), y como es lógico, la cantidad de polen disponible en el aire disminuye cuando el número de individuos por unidad de superficie es pequeño. Este hecho, unido a que el polen de pinsapo tiene una distancia de dispersión relativamente corta, da lugar a que los árboles desperdigados sufran defectos en la polinización de sus primordios seminales. Por el contrario, los pinsapos que se encuentran en masas densas no tienen restricciones polínicas, por lo que tendrán altas cantidades de primordios polinizados.

En muchas angiospermas un defecto en la polinización de los primordios seminales (y por lo tanto de la fecundación) de un determinado fruto, conlleva al aborto de éste (STEPHENSON, 1981; JORDANO, 1988). Sin embargo, en el pinsapo como en otras coníferas estudiadas

(COLANGELI & OWENS, 1990a y b; OWENS & MOLDER, 1975, 1977b, 1979, OWENS & BLAKE, 1983; OWENS & al., 1981, 1987, 1990, 1991; POWELL & TOSH, 1991) la maduración de los conos femeninos es un proceso que se incia dos meses antes de que se produzca o no la fecundación de los primordios seminales y que además no se detiene si ésta falla. Esto conlleva al desarrollo completo de multitud de piñas cuyo contenido en embriones es muy pequeño, pudiéndose dar el caso de que ni uno sólo sea viable. Este hecho es la causa más importante de inviabilidad de las semillas en coníferas y supone un gasto para la planta madre que es, sin duda, enorme y no puede ser comparado con el que sufren algunas angiospermas cuando sus frutos no pueden desarrollarse.

La segunda causa que hemos estimado como causante de la inviabilidad de las semillas de *Abies pinsapo* es, sin duda, la depresión por endogamia. Los efectos negativos que genera la endogamia no sólo se traducen en un mayor porcentaje de semillas vanas, como consecuencia del aborto del embrión, sino que pueden observarse también en los primeros estadíos del desarrollo de las plántulas. Son muchas las especies de coníferas que muestran depresión por endogamia (OWENS & MOLDER, 1977b Y 1979, SORENSEN, 1982, CRAM, 1984, COLANGELI & OWENS, 1990a y b, OWENS & al., 1990 y 1991), y existen numerosos ejemplos prácticos realizados en especies de *Abies, Pinus, Picea, Larix* y *Pseudotsuga* (SEDGLEY & GRIFFIN, 1989; CRAM, 1984; SORENSEN & MILES, 1982) en los que se demuestra no sólo, la menor tasa de germinación de las semillas endógamas, sino un menor crecimiento de sus plántulas, ya sea por deficiencias clorofílicas o por disminución del

crecimiento. Sin embargo muchas coníferas consiguen disminuir los efectos de la depresión de endogamia evitando en gran medida que se produzcan autopolinizaciones. Una forma efectiva de lograrlo es mediante la separación física de los conos florales de distinto sexo.

En la poblaciones de *Abies pinsapo* los individuos tienen la capacidad de modificar su expresión sexual, lo que le permite separar los sexos en plantas diferentes. Un porcentaje importante de plantas de la población sólo diferencian conos femeninos y por lo tanto se comportan como alógamas obligadas, reduciendo notablemente la proporción de semillas autógamas dentro de la población. En otras coníferas la separación de los sexos no se realiza colocandolos en plantas diferentes, sino aumentando la separación espacial de éstos dentro del árbol, lo que también se muestra eficaz en la disminución de la autogamia (KUITTINEN & SAVOLAINEN, 1992).

ERICKSON & ADAMS (1990) demostraron que la producción de semillas endógamas era mayor en aquellos árboles en los que la receptividad de los conos femeninos y la antesis de los masculinos se producía a la vez. Por lo tanto un desfase en el tiempo de la receptividad de los conos de ambos sexos dentro de un mismo árbol (dicogamia) disminuye la probabilidad de autopolinización. La dicogamia es frecuente en las coníferas (RICHARDS, 1986), mostrando alguna de ellas una marcada "protoginia", lo que disminuye los efectos de la depresión por autogamia (KUITTINEN & SAVOLAINEN, 1992).

Sin embargo un factor importante a considerar como reductor de los efectos negativos de la endogamia es la poliembrionía. En la

mayoría de las coníferas se produce más de un arquegonio por gametofito femenino (MIYAKE, 1903; SINGH & OWENS, 1981 y 1982; SORENSEN, 1982). Si no existen restricciones polínicas el número de embriones formados sólo podría verse limitado por el número de arquegonios desarrollados por la planta. La fecundación de más de un arquegonio, y como consecuencia la formación de más de un embrión, es lo que se denomina poliembrionía simple y como hemos comentado en anteriores capítulos ocurre en muchos géneros de coníferas entre ellos Abies, Larix, Picea, Pseudotsuga, Pinus (HUTCHINSON, 1924; OWENS & MOLDER, 1977b; ALLEN, 1946; SORENSEN, 1982). Sin embargo el resultado final, es siempre la maduración de uno sólo de los embriones formados, posiblemente el más vigororso. Por lo tanto, en caso de que varios arquegonios fueran fecundados, los embriones competirían entre sí, estando favorecidos los procedentes de cruces alógamos por su mayor vigor. Por lo tanto la polembrionía simple puede tener una vital importancia disminuyendo la frecuencia de piñones vanos.

En base a nuestros estudios no podemos establecer si en Abies pinsapo se producen fenómenos de poliembrionía simple, sin embargo, debido a la enormes semejanzas reproductivas que existen entre los abetos, y teniendo en cuenta que en algunos de ellos sí se conoce este fenómeno (OWENS & MOLDER, 1977a) no se puede descartar este hecho.

13.2. SIMILITUDES INTERESPECÍFICAS

A lo largo de nuestro estudio hemos ido encontrando enormes similitudes entre Abies pinsapo y otras muchas especies de abetos (Tabla 13.1), la mayoría de las cuales no están emparentadas directamente con él (GAUSSEN, 1964). La falta de información acerca de los aspectos reproductivos de abetos mediterráneos más cercanos al pinsapo hace que no podamos establecer comparaciones, aunque podemos suponer que

Característica	Especie							
	1	2	3	4	5	6	7	8
N cromosómico 2n=24	+	-	+	-	-	+	+	+
Conos femeninos sin gota polinizante	+	+	+	+	-	-	-	-
Liberación pentacelular del polen	+	+	+	+	-	+	-	-
Desfase polinización/fecundación	+	+	+	+	-	+	-	-
Cosecha cada 2-3 años	+	+	-	+	+	+	-	+
Alto % de semillas sin embrión	+	+	+	+	-	-	-	-
Especie parcialmente tolerante a sombra	+	-	-	+	-	+	+	+
Longevidad entre 100-200 años	+	-	+	-	-	-	+	-

Tabla 13.1: Características biológicas y reproductivas de diversas especies del género Abies. La presencia del carácter se indica con el símbolo (+). -, sin datos. Todas las referencias bibliográficas han sido citadas en el texto. 1 pinsapo, 2 lasiocarpa, 3 grandis, 4 amabilis, 5 firma, 6 balsamea, 7 alba, 8 concolor.

también muestran un comportamiento similar. Abies marocana (y A. tazaotana), A. numidica, A. cilicica y A. pinsapo pudieron constituir una única especie antes de la separación definitiva del norte de Africa y la Península Ibérica a finales del Terciario (BOCQUET & al., 1978; JEANMOND, 1985; BLANCA, 1983). La fragmentación del area original y posterior especiación por aislamiento, pudo dar lugar a las especies que actualmente conocemos, muchas de las cuales son consideradas relictas. Estas especies mediterráneas podrían tener un comportamiento sexual paralelo al de Abies pinsapo, presentando los mismos problemas reproductivos que éste para aumentar sus poblaciones.

Esta homogeneidad en los comportamientos nos puede indicar que los abetos en general, son árboles cuyas características reproductivas han variado poco a lo largo de la evolución y especiación del género, de forma que actualmente nos encontramos con un gran número de especies que sólo tienen algunas diferencias morfológicas mantenidas por el aislamiento reproductor de tipo geográfico al que se han visto sometidas.

13.3. MANEJO Y CONSERVACIÓN DE LOS PINSAPARES

En base a los resultados obtenidos, pensamos que en cualquiera de las poblaciones estudiadas los árboles que están distribuídos de forma laxa no tienen capacidad para regenerarse y aumentar su area de distribución, tal y como se pone de manifiesto por la escasa cantidad de individuos juveniles que se encuentran alrededor de los adultos.

Las causas por las que esto ocurre deben atribuirse en primer lugar a la inviabilidad de las semillas dispersadas y, en segundo lugar, al origen endógamo de las que son viables, ya que al germinar producen plántulas poco vigorosas. Ambos problemas podrían ser subsanados mediante el aporte adicional de polen durante el periodo de floración. Sería aconsejable, por lo tanto, realizar polinizaciones manuales utilizando para ello polen de otros árboles, medida que actualmente se está llevando a cabo con éxito en otros bosques de coníferas (EL-KASSABY & DAVISON, 1990; EL-KASSABY & al., 1990; ASKEW, 1992). La enorme cantidad de piñas que producen los árboles aislados aseguraría la dispersión de una gran cantidad de semillas, aumentando así las probabilidades de que algunas sobrevivan.

Podría ser interesante conocer si en estas zonas donde la densidad de *Abies pinsapo* es tan baja, los nuevos individuos son capaces de establecer relaciones simbióticas con hongos formando micorrizas, lo que en otras muchas coníferas aumenta su desarrollo y su probabilidad de sobrevivir (VILLENEUVE & al., 1991), ya que podría ser otro factor que

limitase el reclutamiento de nuevas plántulas en estas zonas, tanto en condiciones naturales como en programas de reforestación.

Por otro lado, en los bosques densos de Abies pinsapo no existen problemas de viabilidad de las semillas ni de depresión de endogamia, siendo sólo la abertura de claros en el bosque lo que determina la incorporación de nuevos individuos adultos a la población. En el pinsapar de Grazalema la gran cantidad de plantas juveniles garantizan este hecho, por lo que no parece necesario actuar sobre él a este respecto. En Sierra Bermeja también hay grandes cantidades de individuos juveniles, sin embargo muchos de ellos se encuentran ramoneados por la presión de hervíboros a la que se ven sometidos, por lo que parece aconsejable su protección. En Sierra de las Nieves la situación es aún más grave ya que al exceso de herviboría se une la tala de ramas bajas de algunos de los árboles lo que conlleva a una disminución drástica en la producción de conos masculinos. Este hecho podría conducir a una situación análoga a la de zonas poco densas, por no producir semillas viables suficientes como para mantener una estructura poblacional de tipo regenerativo.

CONCLUSIONES

- 1- Al igual que otras gimnospermas, Abies pinsapo tiene un único crecimiento anual, produciéndose la elongación de los nuevos tallos al final de la primavera y la diferenciación de las yemas a principios de verano. En los ciclos sexuales se diferencian también en verano las yemas florales. Estas yemas permanecerán durmientes durante todo el otoño e invierno, desarrollándose en primavera. A mediados de esta estación tendrá lugar la antesis de los conos florales. Tras la polinización comienza el desarrollo de las piñas que terminan de madurar en verano y dispersan las semillas en otoño.
- 2- El pinsapo es una especie monoica que tiene la capacidad de modificar su expresión sexual en cada ciclo reproductivo comportándose como femenino o masculino. Esta capacidad se ve acentuada en aquellas zonas donde los árboles crecen muy agrupados, debido a que muchos de ellos no tienen ramas en la mitad inferior que es donde se forman mayoritariamente los conos masculinos. Como consecuencia, en zonas densas la proporción de árboles con comportamiento femenino llega a ser muy alta.
- 3- El polen de pinsapo no se dispersa a grandes distancias, por lo que los árboles que viven en poblaciones poco densas, sufrirán fuertes limitaciones en la polinización de sus conos.
- 4- Como consecuencia de la variación en la expresión sexual de los árboles y de la escasa distancia de dispersión del polen, se favorece la polinización por geitonogamia en árboles aislados y por alogamia en árboles agrupados.

- 5- El desarrollo de las piñas se inicia tras la floración, dos meses antes de que se produzca la fecundación de las ovocélulas, y no se detiene si ésta falla. Esto conlleva a la formación de multitud de piñas con un contenido de embriones muy bajo y, a veces, incluso sin ningún embrión.
- 6- En zonas donde los pinsapos están en bajas densidades la producción de piñas es muy alta, sin embargo las mayoría de las semillas producidas no contienen embrión. Por el contrario la producción de piñas en los árboles agrupados es mucho menor, pero la proporción de semillas viables es muy alta.
- 7- La principal causa de inviabilidad de las semillas de *Abies pinsapo* es la falta de polinización de los primordios seminales y la segunda causa podría ser debida al aborto del embrión como consecuencia de geitonogamia. Esta última causa puede apoyarse por el hecho de que los piñones viables producidos por los árboles aislados originan plántulas menos vigorosas que las de los árboles agrupados, lo que sugiere la existencia de depresión de endogamia en las poblaciones de *Abies pinsapo*.
- 8- Las tres poblaciones importantes de *Abies pinsapo* florecen de forma sincronizada cada dos años, aunque excepcionalmente pueden hacerlo durante dos años consecutivos. Estas cosechas pueden ser predichas desde el verano anterior por la diferenciación de las yemas florales.

- 9- Los piñones son dispersados durante el otoño y germinan en invierno. Aquellos que sufran daños en las bolsas de aceites que los rodean no podrán germinar. Todos los piñones que no germinen durante ese año ya no lo harán en años sucesivos, no existiendo la posibilidad de que se forman bancos de semillas en el suelo.
- 10- Fuera del pinsapar los piñones germinan bien, pero las plántulas mueren rápidamente en cuanto comienzan las altas temperaturas. Dentro del pinsapar, el ambiente más favorable para la germinación se da en los claros del bosque, siendo también en estas zonas donde el porcentaje de supervivencia de las plántulas es mayor.
- 11- Las plántulas que sobreviven en el sotobosque del pinsapar sufren supresión del crecimiento como consecuencia de las bajas intensidades lumínicas a las que se ven sometidas. Estas plántulas e individuos juveniles sólo llegan a ser adultos cuando se produce una abertura accidental en el bosque formándose como consecuencia un claro.
- 12- El pinsapar de la sierra de Grazalema no parece tener problemas para aumentar y perpetuar su población, ya que la proporción de individuos juveniles es muy alta. Fuera del pinsapar, en las zonas poco densas, la situación es menos favorable, ya que el número de individuos juveniles que llegan a establecerse es muy escaso por lo que la tasa de reclutamiento será muy baja.

<u>Bibliografía</u>

- ALEXANDRE D.Y. 1982. Aspects de la régénération naturelle en forêt dense de Cote D'Ivore. Candollea 37:579-588.
- ALLEN G.S. 1946. Embryogeny and development of the apical meristems of *Pseudotsuga*: I fertilization and early embryogeny. Am. J. Bot. 33:666-677.
- ALLEN G.S. 1957. Storage behavior of conifer seeds in sealed containers held at 0 F, 32 F, and room temperature. J. For. 55:278-281.
- ANDERSON E. & L. HUBRICHT, 1940. A method for describing and comparing blooming-seasons. Bull. Torrey Bot. Club 67(8):639-648.
- APARICIO A. & S. SILVESTRE. 1987. Flora del Parque Natural de la Sierra de Grazalema. Junta de Andalucía. Sevilla.
- ARISTA M., S. TALAVERA & J. HERRERA. 1992. Viabilidad y germinación de las semillas de *Abies pinsapo* Boiss. Acta Botánica Malacitana 17:223-228.
- ARROYO J. 1988. Atributos florales y fenología de la floración en matorrales del Sur de España. Lagascalia 15(1):43-78.
- ARROYO J. 1990. Spatial variation of flowering phenology in the mediterranean shrublands of southern Spain. Israel J. Bot. 39:249-262.

- ASENSI A. & S. RIVAS-MARTINEZ. 1976. Contribución al conocimiento fitosociológico de los pinsapares de la Serranía de Ronda. Anal. Inst. Bot. Cav. 33:239-247.
- ASKEW G. R. 1992. Potential genetic improvement due to supplemental mass pollination management in conifer seed orchards. For. Ecol. & Man. 47:135-147.
- BARBERO M. & P. QUEZEL. 1975. Les forests de sapin sur le pourtoir mediterraneen. Anal. Inst. Bot. Cav. 32(2):1245-1289.
- BARBERO M., P. QUEZEL & S. RIVAS-MARTINEZ. 1981.

 Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. Phytocoenologia 9(3):311-412.
- BARBOUR M.G., B.M. PAVLIK & J.A. ANTOS. 1990. Seedling growth and survival of red and white fir in a Sierra Nevada ecotone. Am. J. Bot. 77(7):927-938.
- BARCELO C., G. NICOLAS, B. SABATER & R. SANCHEZ. 1988. Fisiología vegetal. Ed. Pirámide. Madrid.
- BARRERO A.F., J.F. SANCHEZ, E.J. ALVAREZ & M. MUÑOZ. 1989. Sesquiterpenoids related to juvabione in *Abies pinsapo*. Phytochemistry 28 (10):2617-2619.
- BARTON L.V. 1930. Hastening the germination of some coniferous seeds. Am. J. Bot. 17:88-115.
- BATES C.G. & J. Jr. ROESER. 1928. Light intensities required for growth of coniferous seedlings. Am. J. Bot. 15:185-194.

- BIERZYCHUDEK P. 1984. Determinants of gender in Jack-in-the-pulpit: the influence of plant size and reproductive history. Oecologia 65:14-18.
- BLANCA G. 1993. Origen de la Flora Andaluza. En Junta de Andalucía (ed.). Introducción a la Flora Andaluza.
- BOCQUET, G. B., B. WILDER & H. KIEFER 1978. The Messinian Model A New outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. Candollea 33:269-287.
- BOISSIER E. 1839. Voyage botanique dans le Midi de l'Espagne 1. Paris.
- BUCHHLOZ J. T. 1942. A comparison of the embryogeny of *Picea* and *Abies*. Madroño 6:156-167.
- CARON G.E. & G.R. POWELL. 1989a. Cone size and seed yield in young *Picea mariana* trees. Can. J. For. Res. 19:351-358.
- CARON G.E. & G.R. POWELL. 1989b. Patterns of seed-cone and pollen-cone production in young *Picea mariana* trees. Can. J. For. Res. 19:359-364.
- CARON G.E. & G.R. POWELL. 1991. Proliferated seed cones and pollen cones in young Black spruce. Trees 5:65-74.
- CARON J.E., B.S.P. WANG & H.O. SCHOOLEY. 1990. Effect of tree spacing, cone storage and prechilling on germination of *Picea glauca* seed. The Forestry Chronicle 66:388-392.

- COLANGELI A. M. & J. N. OWENS. 1990a. The relatioship between time of pollination, pollination efficiency, and cone size in Western red cedar (*Thuja plicata*). Can. J. Bot. 68:439-443.
- COLANGELI A.M. & J.N. OWENS. 1990b. Cone and seed development in a wind-pollinated, Western hemlock (*Tsuga heterophylla*) clone bank. Can. J. For. Res. 20:1432-1437.
- COLANGELI A.M. & OWENS J.N. 1991. Effects of accelerated pollencone development on pollen cytology and fertilizing potential in Western hemlock (*Tsuga heterophylla*). For. Ecol. Manage 40:151-162.
- COMISION DE LA FLORA FORESTAL ESPAÑOLA. 1870. Resumen de los trabajos verificados por la misma durante los años 1867-1868. Madrid.
- CRAM W.H. 1984. Some effects of self-, cross- and open-pollination in *Picea pungens*. Can. J. Bot. 62:392-395.
- CHAKRAVARTY P. & S.F. HWANG. 1991. Effect of an ectomycorrhizal fungus, *Laccaria laccata*, on *Fusarium* damping-off in *Pinus banksiana* seedlings. Eur. J. For. Pathol. 21:97-106.
- CLINE M.G. 1991. Apical dominance. The Botanical Review 57(4):318-358.
- DARLINGTON C.D. & A.P. WYLIE (1955). Chromosome atlas of flowering plants. London.

- DENTI D. & D.J. SHOEN. 1988. Self-fertilization rates in Withe spruce: effect of pollen and seed production. J. of Heredity 79:284-288.
- DESTEVEN D. 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling emergence. Ecology 72(3):1066-1075.
- DESTEVEN D. 1991b. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling survival and growth. Ecology 72(3):1076-1088.
- DEVLIN R.M. 1975. Fisiología vegetal. Ed. Omega. Barcelona.
- DIEZ J. 1987. *Pinaceae* in VALDES & al., (eds.). Atlas polínico de Andalucía Occidental. Universidad de Sevilla.
- DO AMARAL FRANCO. 1986. Pinaceae, Taxaceae y Cupressaceae en CASTROVIEJO & al (eds.) Flora Iberica. Vol. I. C.S.I.C. Madrid.
- DOGRA P.D. 1966. Observations on *Abies pindrow* with a discussion on the question of occurrence of apomixis in gymnosperms. Silvae Genetica 15:11-20.
- DOLPH K.L. 1991. Polymorphic site index curves for Red fir in California and Southern Oregon. Res. Pap. PSW-206.

 Berkeley, CA: Pacific Southwest Research station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture 18 p.
- DOYLE J. 1916. Note on the structure of the ovule of *Larix leptolepis*.

 Ann. Bot. 30:193-195.

- DOYLE J. 1945. Developmental lines in pollination mechanism in the coniferales. Sci. Proc. R. Dublin Soc. 24:43-62.
- EHRENDORFER F. 1976. Evolutionary significance of chromosomal differentiation patterns in gymnosperms and primitive angiosperms. in BECK (ed.). Origin and early evolution of angiosperms. Columbia University Press. New York & Lndon.
- EIS S. 1970. Reproduction and reproductive irregularities of Abies lasiocarpa and A. grandis. Can. J. Bot. 48:141-143.
- EL-KASSABY Y.A. & R. DAVISON. 1990. Impact of crop management practices on the seed crop genetic quality in a Douglas fir seed orchard. Silvae Genetica 39:230-236.
- EL-KASSABY Y.A., D.G.W. EDWARDS & C. COOK. 1990. Impact of a crop management practices on seed yield in a Douglas fir seed orchard. Silvae Genetica 39:226-230.
- EMIG W.H. 1935. The megagametophyte of *Pinus*. I. Introduction. Am. J. Bot. 22:500-503.
- ERICKSON V.J. & W.T. ADAMS.1990. Mating system variation among individual ramets in a Douglas-fir seed orchad. Can. J. For. Res. 20:1672-1675.
- FADY B. 1990. Variabilité génétique des composants de la croissance en hauteur du Sapin de Céphalonie (Abies cephalonica). Can. J. For. Res. 20:1453-1560.

- FADY B. 1991. Variabilité géographique et estimation des paramètres génétiques de la croissance en hauteur des jeunes Sapins de Céphalonie (Abies cephalonica L.) Ann. Sci. For. 48:279-295.
- FAEGRI K. & L. VAN DER PIJL. 1979. Principles of pollination ecology. Pergamon Press. Oxford.
- FERNANDEZ P., A.M. PRADOS & J. TABARES. 1990. Morfología polínica del género *Abies* Miller (*Pinaceae*) en la Cuenca Mediterránea. in BLANCA & al., (eds.). Polen, esporas y sus aplicaciones. Granada.
- FERNANDEZ CASAS J. 1977. Números cromosómicos de plantas Españolas, IV. Anal. Inst. Bot. Cav. 34(1):335-349.
- FERNANDEZ-GALIANO E. 1987. Pinaceae y Cupressaceae en VALDES, TALAVERA & FERNANDEZ-GALIANO (eds.)

 Flora Vascular de Andalucía Occidental. Tomo 1. Editorial Ketres. Barcelona.
- FERREIRA A.G. & W. HANDRO. 1979. Aspects of seed germination in Araucaria angustifolia (Bert.) O. Ktre. Revista Brasil. Bot. 2(1):7-13.
- FORCELLA F. 1979. Cone predation by pinyon cone beetle (*Conopthorus edulis; Scolytidae*): dependence on frecuency and magnitude of cone production. The American Naturalist 116:594-598.
- FREEMAN D.C. & J.J. VITALE. 1985. The influence of environment on the sex ratio and fitness of spinach. Bot. Gaz. 146(1):137-142.

- FREEMAN D.C., E.D. McARTHUR & K.T. HARPER. 1984. The adaptative significance of sexual lability in plants using *Atriplex canescens* as a principal example. Ann. Missouri Bot. Gard. 71:265-277.
- FREEMAN D.C., E.D. McARTHUR, K.T. HARPER & A.C. BLAUER.

 1981. Influence of environment on the floral sex ratio of
 monoecious plants. Evolution 35:194-197.
- GAJDOSOVA A. & B. VOOKOVA. 1991. Karyological study of *Abies* sp. callus culture. Biológia (Bratislava) 46(3):211-217.
- GATES J.C. & M.S. GREENWOOD, 1991. The phisical and chemical environment of the developing embryo of *Pinus resinosa*. Am. J. Bot. 78(7):1002-1009.
- GAUSSEN H. 1950-1964. Les gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. 4 (1950-1952), Fasc. 5 (1955), Fasc. 6 (1964) Fac. des Sciences. Toulouse.
- GRIFFITHS R.P., B.A. CALDWELL, K. Jr. CROMACK & R.Y. MORITA. 1990. Douglas fir forest soils colonized by ectomycorrhizal mats. I seasonal variation in nitrogen chemistry and nitrogen cycle transformation rates. Can. J. For. Res. 20:211-218.
- HAINES R.J., N. PRAKASH & D.G. NIKLES. 1984. Pollination in *Araucaria Juss*. Aust. J. Bot. 32:583-594.

- HARPER J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press London.
- HAZENBERG G. & K.C. YANG. 1991. Sapwood heartwood width relatioships with tree age in Balsam fir. Iawa Bulletin 12(1):95-99.
- HERRERA C.M. 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in mediterranean scrublands. Ecological Monographs 54(1):1-23.
- HERRERA J. 1986. Flowering and fruiting phenology in the coastal shrublands of Doñana, south Spain. Vegetatio 68:91-98.
- HESLOP-HARRISON J. 1972. Sexuality of angiosperms. in F.C. STEWARD (ed.). Plant physiology: a treatise. Vol 6C. Academic Press. New York & London.
- HO R.H. 1991. Promotion of cone production in potted Black-spruce grafts, using gibberellins, heat-treatment and root-pruning. For. Ecol. & Man. 40:261-269.
- HOULE G. & S. PAYETTE. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a decidous forest of Northeastern North American. Am. J. Bot. 78(7):895-905.
- HUNT R.S. & E. VON RUDLOFF. 1974. Chemosystematic studies in the genus *Abies*. I. Leaf and twing oil analysis of Alpine and Balsam firs. Can. J. Bot. 52:477-487.

- HUTCHINSON A.H. 1914. The male gametophyte of *Abies*. Bot. Gaz. 57:148-153.
- HUTCHINSON A.H. 1915. Fertilization in *Abies balsamea*. Bot. Gaz. 60:457-472.
- HUTCHINSON A.H. 1924. Embryogeny of Abies. Bot. Gaz. 77:280-289.
- JACOBS B.F. & C.R. WERTH. 1984. Genetic relationships in *Abies* (fir) electrophoretic study. Can. J. Bot. 62:609-616.
- JACKSON D.I. & G.B. SWEET. 1972. Flower initiation in temperate woody plants. Hort. Abstr. 42:9-24.
- JEANMONOD D. & G. BOCQUET. 1981. Remarques sur la distribution de Silene mollisima (L.) Pers. et des espèces affines en Méditerranee occidentale. Candollea 36:279-287.
- JOHANSEN D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill. New York & London.
- JONES S.K., Y.K. SAMUEL & P.G. GOSLING. 1991. The effects of soaking and prechilling on the germination of Noble fir seeds. Seed Sci. & Technol. 19: 287-293.
- JORDANO P. 1988. Polinización y variabilidad de la produccion de semillas en *Pistacia lentiscus* L (Anacardiaceae). Anales Jard. Bot. Madrid 45(1):213-231.

- JORDANO P. 1991. Gender variation and expression of monoecy in Juniperus phoenica (L.) (Cupressaceae). Bot. Gaz. 152 (4):476-485.
- KASHIWAGI Y. 1991. The geographical distribution of the potential for seed germination and seedling establishment of *Pinus densiflora* in Japan as influenced by soil and air temperatures. Theor. Appl. Climatol. 43:205-209.
- KNAPP A.K. & W.R. SMITH. 1982. Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann spruce (*Picea engelmanii*) and Subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in Southeastern Wyoming. Can. J. Bot. 60:2753-2761.
- KUITTINEN H. & O. SAVOLAINEN. 1992. Picea omorica is a self-fertile but outcrossing conifer. Heredity 68:183-187.
- LAGUNA M. 1883. Flora forestal Española. Madrid.
- LEEMANS R. 1990. Sapling establishment patterns in relations to light gaps in the canopy of two primeval pine spruce forests in Sweden. Spatial processes in plant communities. Agnew & Willens (eds.) pp:111-120.
- LEEMANS R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies (L.) Karst.*) in two old-growth coniferous forests in Central Sweden. Vegetatio 93:157-165.
- LERTZMAN K.P. & C.J. KREBS. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. Ca. J. For. Res. 21:1730-1741.

- LEVAN A.K., A.K. FREDGA & A.A. SANDBERG. 1964.

 Nomenclature for centromeric position on chromosomes.

 Hereditas 52:201-220.
- LEWANDOWSKI A., J. BURCZYK & L. MEJNARTOWICK. 1991.

 Genetic structure and the mating system in a old stand of Polish larch. Silvae Genetica 40(2):75-79.
- LOPEZ G. 1986. Taxaceae en CASTROVIEJO & al (eds.) Flora Iberica Vol. I. C.S.I.C. Madrid.
- LÖVE A. & D. LÖVE. 1975. Plant chromosomes. Strauss & Cramer Lentershausen. Germany.
- LOVETT J. & L. LOVETT. 1988. Plant reproductive ecology. Oxford University Press. New York.
- LOVETT L., J. LOVETT & K. TURI. 1986. Fecundity and size relationships in Jack-in-the-pulpit, *Arisaema triphyllum* (*Araceae*). Am. J. Bot. 73:489-494.
- LYONS L.A. 1956. The seed production capacity and efficiency of Red pines cones (*Pinus resinosa Ait*). Can. J. Bot. 34:27-36.
- LLOYD D.G. 1975. Breeding systems in Cotula. IV. Revision from dioecy to monoecy. New Phytol 74:125-145.
- LLOYD D. G. 1979. Parental strategies of angiosperms. New Zealand J. Bot. 17:595-606.

- LLOYD D. G. 1980a. Sexual strategies in plats III. A quantitative method for describing the gender of plats. New Zealand J. Bot. 18:103-108.
- LLOYD D.G. 1980b. The distributions of gender in four angiosperm species illustrating two evolutionary pathways to dioecy. Evolution 34 (1):123-134.
- LLOYD D. G. 1981. The distribution of sex in Myrica gale. Plant. Syst. Evol. 138:29-45.
- LLOYD D.G. & K.S. BAWA. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. Evolutionary Biology 17:255-338.
- McARTHUR E.D. & D.C. FREEMAN. 1982. Sex expression in *Atriplex* canescens: genetics and environment. Bot. Gaz. 143 (4):476-482.
- MADOZ P. 1849. Diccionario geográfico-estadístico-histórico de España y sus posesiones de ultramar. Tomo VIII. Madrid.
- MALIK C.P. 1979. Current advances in plant reproductive biology. Kalyani publishers. New Delhi.
- MARQUESA DE CASA VALDES. 1969. The Spanish fir-Abies pinsapo.

 International Dendrology Society 103-107.
- MARTIN BOLAÑOS M. 1947. Ensayo de investigación indirecta sobre origen, desarrollo y producciones del monte alto. Bol. Inst. For. Inv. y Exp., 34.

- MAZE J. 1983. A comparison of cone and needle characters in *Abies*: a test of a new theory of evolution. Can. J. Bot. 61:1926-1930.
- MAZUR M. 1989a. Structure and dynamicas of Silver fir (Abies alba Mill.) population in forest communities of the Swietokrzyski National Park. I. The population structure. Acta Soc. Bot. Poloniae 58(3):385-407.
- MAZUR M. 1989b. Structure and dynamics of Silver fir (Abies alba Mill.) population in forest communities of the Swietokrzyski National Park. II. Population dynamics. Acta Soc. Bot. Poloniae 58(3):409-422.
- MEAGHER R. 1988. Sex determination in plants. in LOVETT & LOVETT (eds.). Plant reproductive ecology. Oxford University Press. New York.
- MIYAKE K. 1903. Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea*. Beih. Bot. Centralbl. 14:134-144.
- MOLONEY K.A. 1986. Wage and nonwave regeneration processes in a subalpine *Abies balsamea* forest. Can. J. Bot. 64:341-349.
- MORIN H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Quebec. Can. J. For. Res. 20:1753-1758.
- MURRAY M.D. & P.C. LEONARD, 1990. Grouth of site trees and stand structure in mixed stands of Pacific silver fir and Western hemlock. Res. Pap. PNW-RP-431. Portland, OR: U.S.

- Departmet of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Res. St. 12 p.
- MURRAY M.D., D. COBLE & R.O. CURTIS. 1991. Height growth of young Pacific silver fir and Noble fir established on clearants in the Pacific silver fir zone of Western Washington. Can. J. For. Res. 21(8):1213-1221.
- NAKASHIZUKA T. 1989. Role of unprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. Ecology 70(5):1273-1278.
- NAKASHIZUKA T. 1991. Populations dynamics of coniferous and broadleaved trees in a Japanese temperate mixed forest. J. Veg. Sci. 2:413-418.
- NEALE D.B. & W.T. ADAMS. 1981. Inheritance of isozyme variants in seed tissues of Balsam fir (*Abies balsamea*). Can. J. Bot. 59:1285-1291.
- NEALE D.B. & W.T. ADAMS. 1985. Allozyme and mating-system variation in Balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect. Can. J. Bot. 63:2448-2453.
- OWENS J.N. 1969. The relative importance of initiation and early development in cone production in Douglas fir. Can. J. Bot. 47:1039-1049.

- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1971. Meiosis in conifers: prolonged pachytene and diffuse diplotene stages. Can. J. Bot. 49:2061-2064.
- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1975. Sexual reproduction of Mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*). Can. J. Bot. 53:1811-1826.
- OWENS J. N. & M. MOLDER 1976a. Bud development in Sitka spruce.

 I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoots. Can. J.

 Bot. 54:313-325.
- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1976b. Bud development in Sitka spruce II. Cone differentiation and early development. Can. J. Bot. 54:766-779.
- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1977a. Vegetative bud development and cone differentiation in *Abies amabilis*. Can. J. Bot. 55:992-1008.
- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1977b. Sexual reproduction of Abies amabilis. Can. J. Bot. 55:2653-2667.
- OWENS J.N. & M. MOLDER. 1979. Sexual reproduction of *Larix* occidentalis. Can. J. Bot. 57:2673-2690.
- OWENS J.N., A.M. COLANGELI & S.J. MORRIS. 1990. The effects of self-, cross-, and no pollination on ovule, embryo, seed and cone development in Western red cedar (*Thuja plicata*). Can. J. For. Res. 20: 66-75.

- OWENS J.N., A.M. COLANGELI & S.J. MORRIS. 1991. Factors affecting seed set in Douglas-Fir (*Pseudotsuga menziesii*). Can. J. Bot. 69:229-238.
- OWENS J.N., M. MOLDER & H. LANGER. 1977. Bud development in *Picea glauca* I. Annual cycle of vegetative bud and shoots elongation as they relate to date and temperature sums. Can. J. Bot. 55:2728-2745.
- OWENS J.N., S.J. SIMPSON & G.E. CARON. 1987. The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*). Can. J. Bot. 65:1439-1450.
- OWENS J. N., S. SIMPSOM & M. MOLDER. 1981. Sexual reproduction of *Pinus contorta*. I. Pollen development, the pollination mechanism, and early ovule development. Can. J. Bot. 59:1828-1843.
- OZENDA P. 1964. Biogeographie vegétale. Paris.
- PEINADO M. & S. RIVAS MARTINEZ. 1987. La vegetacón de España. Universidad de Alcalá de Henares. Madrid.
- PHARIS R.P. & R.W. KING. 1985 Gibberellins and reproductive development in seed plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 36:517-568.
- PHARIS R.P., M.D.E.RUDDAT, J.L. GLENN & W. MORF. 1970. A quantitative requirement for long day in the induction of

- staminate strobili by gibberellin in the conifer *Cupressus* arizonica. Can. J. Bot. 48:653-658.
- POWELL G.R. 1970. Postdormancy development and growth of microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea*. Can. J. Bot. 48:419-428.
- POWELL G.R. & K.J. TOSH. 1991. The pollination mechanism and development after bud burst of cones of *Larix laricina*. Can. J. Bot. 69:1179-1187.
- QUINGHONG L. & H. HYTTEBORN. 1991. Gaps structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forests. J. Veg. Sci. 2:391-402.
- RANTA E., I. TERAS & H. LUNDBERG. 1981. Phenological spread in flowering of bumblebee-pollinated plants. Ann. Bot. Fennici 18:229-236.
- RAVEN P.H., R.F. EVERT & S.E. ELCHHORN. 1991. Biología de las plantas. Volumen 1. Editorial Reverté. Barcelona.
- REGAL P.J. 1982. Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13:497-524.
- RICHARDS A.J. 1986. Plant breeding systems. Allen & Unwin Ltd. London.
- RIVAS MARTINEZ S. 1983. Pisos bioclimáticos de España. Lazaroa 5:33-43.

- SAID C., M. VILLAR & P. ZANDONELLA. 1991. Ovule receptivity and pollen viability in Japanesse Larch (*Larix leptolepis Gord.*). Silvae Genetica 40:1-6.
- SCLESSMAN M.A. 1988. Gender diphasy (sex choice). in LOVETT & LOVETT (eds.). Plant reproductive ecology. Oxford University Press, New York.
- SCHRÖEDER S. 1989. Outcrossing rates and seed characteristics in damaged natural populations of *Abies alba Mill*. Silvae Genetica 38:185-189.
- SEAVEY S. R. & K. S. BAWA. 1986. Late-acting self-incompatibility in angiosperms. The Botanical Review 52:195-219.
- SEDGLEY M. & A.R. GRIFFIN. 1989. Sexual reproduction of tree crops. Academic Press. London.
- SHEA P.J. 1989a. Phytophagous insect complex associated with cones of White fir, Abies concolor (Gord. and Glend.) Lindl., and its impact on seed production. The Canadian Entomologist 121:699-708.
- SHEA P.J. 1989b. Interactions among phytophagous insect species colonizing cones of White fir (Abies concolor). Oecologia 81:104-110.
- SINGH H. & J.N. OWENS. 1981. Sexual reproduction in Subalpine fir (Abies lasiocarpa). Can. J. Bot. 59:2650-2666.

- SINGH H. & J.N. OWENS. 1982. Sexual reproduction in Grand fir (Abies grandis). Can. J. Bot. 60:2197-2214.
- SMITH C.C. 1981. The facultative adjustment of sex ratio in lodgepole pine. The American Naturalist 118:297-305.
- SMITH C.C., J.L. HAMRICK & C.L. KRAMER. 1988. The effects of stand density on frecuency of filled seed and fecundity in Lodgepole pine (*Pinus contorta Dougl.*). Can. J. For. Res. 18:453-460.
- SNOW R. 1963. Alcoholic hydrochloric acid-carmine as a stain for chromosomes in squash preparations. Stain Technol. 38:9-13.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF.1979. Biometría, Ed. Blume. Madrid.
- SORENSEN F.C. 1982. The roles of polyembryony and embryo viability in the genetic system of conifers. Evolution 36:725-733.
- SPIES T.A., J.F. FRANKLIN & M. KLOPSCH. 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the Cascade Mountains. Can. J. For. res. 20:649-658.
- SPORNE K.R. 1965. The morphology of gymnosperms. Hutchinson University library. London.
- STEBBINS G.L. 1938. Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. Am. J. Bot. 25:189-198.
- STEBBINS G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London.

- STEPHENSON A.G. 1981. Flower and fruit abortion:proximate causes and ultimate functions. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12:253-279.
- SUZUKI E.1990. Dendrochronology in coniferous forest around Lake Rara, West Nepal. Bot. Mag. 103:297-312.
- SUZUKI E. & J. TSUKAHARA. 1987. Age structure and regeneration of old growth *Cryptomeria japonica* forests on Yakushima Island. Bot. Mag. 100:223-241.
- TAYLOR A.H. & C.B. HALPERN. 1991. The structure and dynamics of Abies magnifica forests in the southern Cascade Range, USA. Journal of Vegetatio Science 2(2):189-200.
- THOMSON J., U. MATTHES-SEARS & R.L. PETERSON. 1990. Effects of seed provenance and mycorrhizal fungi on early seedling growth in *Picea mariana*. Can. J. For. Res. 20:1739-1745.
- TJIO J.T. & A. LEVAN (1950). The use of oxyquinoleine in chromosome analysis. Anal. Estac. Exp. Aula Dei 2:21-64.
- VALDES B. 1982. Abies pinsapo in VALDES & al. (eds.). Herbarium universitatis hispalensis Flora Selecta. Centuria I. Sevilla.
- VAZQUEZ-YANES C. & A. OROZCO-SEGOVIA. 1987. Fisiología ecológica de semillas en la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Rev. Biol. Trop. 35(supl. 1):85-96.

- VAZQUEZ-YANES C. & A. OROZCO-SEGOVIA. 1990. Ecological significance of light controlled seed germination in two contrasting tropical habitats. Oecología 83:171-175.
- VEBLEN T.T. 1986. Age and size structure of subalpine forests in the Colorado Front Range. Bull. Torrey Bot. Club 113(3):225-240.
- VILLAR M., R.B. KNOX & C. DUMAS. 1984. Efective pollination period and nature of pollen-collecting apparatus in the Gymnosperm, *Larix leptolepis*. Ann. Bot. 53:279-284.
- VILENEUVE N., F. LE TACON & D. BOUCHARD. 1991. Survival of inoculated *Laccaria bicolor* in competition with native ectomycorrhizal fungi and effects on the growth of outplanted Douglas-fir seedlings. Pant and Soil 135:95-107.
- WHITEHEAD D.R. 1983. Wind pollination: some ecological and evolutionary perspectives. In REAL (ed.). Pollination biology.

 Academic Press. Orlando.
- WILSON M.V. 1991. Age structure patterns in *Abies amabilis* stands of the Cascade Mountains. Am. Midl. Nat. 125(2): 331-339.
- WILLIAMS C.E. & V.C. JOHNSON. 1990. Age structure and the maintenance of *Pinus pungens* in Pine-oak forest of Southwestern Virginia. Am. Midl. Nat. 124:130-141.
- WILLSON M.F. 1979. Sexual selection in plants. Am. Nat. 113:777-790.

- WILLSON M.F. 1983. Plant reproductive ecology. A Wiley-Interscience publications. New York.
- XIMENEZ J. & G. ARNAO. 1962. Los Montes. Introducción a la silvicultura. Ministerio de Agricultura. Madrid.

UNIONE TO THE DESIGNATION OF THE PROPERTY OF THE PARTY OF

Description .		r errosantes e
en es de la	Nict Polymer	. இது இத்தை இ ச
III FIGURATION	Anisto Palmero L del piusapo (Asies piusaj	60 Boise)
take the fire	c an spinage (stores plana)	00. 80135/
<u> </u>		
►rezdo etalente voladi •rezdo etalente voladi	Apto wi	n havolo
production of the second secon	معادات والمنافي والمنافي والمنافي والمنافية وا	
p. 20, 130, 111	26 Mayo	93
En Total	Mily Wessell	A Mariani,
B. Valder	> Calondonhe	Z-Cap-do
137 1	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	
El Presidente	Di Secretario,	VEL Doctorade,
Kleman	16	Yura
<i>/</i>	Days -	ATT.
		6